The American Museum of Natural History
1869
THE LIBRARY

REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

BIND

PATTERN

TYPE SIZE	SLOT OR START	CUST. ACCT. NO.	LIBRARY	PATTE
HORIZONTAL				
VERTICAL				
FRONT OR LABELS				
LIBRARY USE ▶		74		
CALL				
IMPRINT				
PANEL LINES				
COLLATE				

BINDERY USE ▶

SPECIAL PREP.	INSERT MATERIAL	BEN. SEW	PERMA-FILM	
			OVER 12''	UNDE

TAPE STUB	FILLER		FILLER W/STUB	SEP. SHEETS	
	GUM	STUB			IN P

REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

FÉVRIER 1973

TABLE DES MATIÈRES

Tome 79 — 1972

Fascicule supplémentaire

Fascicule 1

Fascicule 2

Fascicule 3

Fascicule 4

INDEX DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

Tome 79 Fa

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

JUILLET 1972

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 79 — FASCICULE 1

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1972:

SUISSE Fr. 225.— UNION POSTALE Fr. 230.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 1
Tome 79, fasc. 1, nº 1: 1-97 — Mars 1972

Zur stammesgeschichtlichen Veränderung der *Eutheria*-Ontogenesen

Versuch einer Übersicht aufgrund vergleichend morphologischer Studien an *Marsupialia* und *Eutheria*

von

Fabiola MÜLLER

Institut für Anatomie und spezielle Embryologie
Freiburg i.Ue. (Schweiz)

Mit 18 Abbildungen und 15 Tabellen

EINFÜHRUNG

Es kommen in der vorliegenden Arbeit die Ontogenesen der als höhere Säuger oder *Eutheria* zusammengefassten *Mammalia* zur Besprechung. Ihre Gegenüberstellung mit der Embryonalentwicklung der Beutel tiere *(Marsupialia)* oder *Metatheria* gestattet ein klareres Erfassen und eine sicherere Interpretation der Sondermerkmale. Die stammesgeschichtlich orientierte Fragestellung verlangt dabei die Möglichkeit, primitive von fortgeschrittenen und hoch evoluierten Säugern zu unterscheiden. Zu den bisher erfolgreichsten Versuchen, die Vielfalt der *Eutheria* nach ihrer Evolutionshöhe zu ordnen, gehört jener von

PORTMANN (1951, 1962, 1970) und MANGOLD (1966); die von den Autoren aufgrund der Hirnindices vorgenommene Stufung gründet vor allem auf der quantitativ erfassbaren Tatsache, dass die Säuger eine Massenvermehrung des Gehirns aufweisen, welche die durch blosse Zunahme der Körpergrösse verlangte Gewichtssteigerung des nervösen Apparates weit überschreiten kann. Ich verwende zur Charakteristik der *Eutheria* als primitive beziehungsweise evoluierte die von MANGOLD (1966) errechneten Totalindices. Der Totalindex bezeichnet das Massenverhältnis von Integrationszentren (Bulbus olfactorius, Gross- und Kleinhirnhemisphären) zu Elementarzentren (Stammrest: Diencephalon, Mesencephalon, Pons, Myelencephalon); im Falle der Insektenfresser gibt der Index an, um wievielmal die Integrationszentren schwerer sind als der eigene Stammrest, im Falle aller andern *Eutheria*, um wievielmal die Integrationszentren schwerer sind als jener Stammrest, den die Formen hätten, wenn sie der Insektivoren-Stufe angehörten. Bei primitiven *Eutheria* ist der TI niedrig, d.h. die Hirnteile mit integrierender Funktion sind nur wenig schwerer als die Zentren des Elementarapparates. Der TI des Menschen stellt mit einem Wert von 214 den höchsten bis jetzt bekannten Totalindex dar, jener des Pottwal mit 192—206 kommt ihm recht nahe.

Unter Evolution des Ontogenesetypus (O-Typus) verstehen wir im vorliegenden Zusammenhang die stammesgeschichtliche Veränderung des Geburtszustandes bei Säugern und ihren Vorfahren. Es ist zwar die Tatsache schon lange bekannt, dass in dieser Wirbeltiergruppe, wie übrigens auch bei den Vögeln, zwei sich je ähnliche Grundformen von Neonaten, Nesthocker und Nestflüchter, vorkommen. Die Frage, welche Rolle diesen Geburtszuständen in der Stammesgeschichte zuzusprechen und wie ihre Evolution abgelaufen sei, hat indessen erst PORTMANN als besonderes Problem gesehen. Das Studium dieser O- Typen kann die mannigfaltigen Ausprägungen der Nesthocker einerseits und der Nestflüchter anderseits vorerst rein beschreibend erfassen. Es sei hier der Dank all jenen Zoologen ausgesprochen, die durch ihre Einzeldarstellungen einen unentbehrlichen Beitrag zu vorliegendem Ordnungsversuch beisteuern. Eine möglichst umfassende Kenntnis dieser Neonaten vermittelt uns einen Querschnitt zum Evolutions z u s t a n d der rezenten Formen. Für ein Studium ihrer Evolutions p r o z e s s e gibt das in den rezenten Neonaten vorliegende Material dann Aufschluss, wenn es verschiedenste stammesgeschichtliche Stufen umfasst. Das ist der Fall. Wir finden gleichsam „fossilisierte" O-Typen vor und zwar in jenen Linien, die aus verschiedenen später dargestellten Gründen in ihrer Phylogenese stillgestanden sind oder sich zumindest äusserst langsam fortentwickeln. So begegnet uns eine ganze Skala gestaltlich verschiedener Nesthocker, die nur in ihrem Verhalten als hilfsbedürftige Wesen übereinstimmen und einer je anderen Evolutionsstufe zugehören; auch bei den Nestflüchtern lassen sich unterschiedliche Reife- und Evolutionsgrade feststellen.

Die Geburtssituation aller Nesthocker und vieler Nestflüchter stellt bei den Säugern im Hinblick auf die evoluiertesten *Eutheria* zugleich ein bestimmtes Ontogenese-Stadium dar, das von ihnen durchlaufen wird. Unter den ontogenetischen Stufen gibt es welche, denen einerseits eine besondere stammesgeschichtliche Bedeutung zuzukommen scheint und welche anderseits zugleich auch in der Individualentwicklung klar definierbare und auffällige Stufen darstellen. Es sind dies vor allem zwei durch je bestimmte Merkmalskorrelate definierte Stadien: das bei Lidverschluss erreichte (Stadium VF, VF = Vorfahren-Geburtsstadium) und jenes bei Malleus-Ablösung realisierte (Stadium MAB, MAB = Malleusablösung). Da fossile Dokumente, jetzt im eigentlichen Wortsinn, naturgemäss fehlen, sind wir auf diese ontogenetischen Rekapitulations-Stufen besonders angewiesen.

Der im folgenden unternommene Ordnungsversuch muss trotz des Umfangs der Arbeit als erweiterungsbedürftig betrachtet werden: 1. des Materials wegen, das wie im folgenden dann ausgeführt, in allen nicht durch Normentafeln belegten Fällen zu wenig umfangreich ist. Besonders für die Dokumentation der intrauterinen Entwicklungsperiode standen oft nur Einzelstadien zur Verfügung. Angaben anderer Autoren, die derartige Stadien betreffen, stammen aus verschiedensten Arbeiten; 2. Wichtige Einzelprobleme können zugunsten des Zusammenhangs nur skizziert werden.

Eigene Untersuchungen zu Spezialfragen wie Bildung und Lösung transitorischer Verschlüsse, Entwicklung des primären und sekundären Kiefergelenks wurden in früheren Studien behandelt. Was in der vorliegenden an eigener morphologischer Arbeit enthalten ist, betrifft vor allem die Feststellung der Gestaltmerkmale von Ontogenesestadien, die Gesamtsituation wichtiger Vertreter bei Lidverschluss, den Zustand bestimmter Hirnteile einiger primitiver Säuger bei Augenöffnen. Der Gesamtproblematik entsprechend habe ich die Ergebnisse meiner Studien wie die Angaben anderer Autoren behandelt und sie vor allem in den Tabellen kurz zusammengefasst, statt sie in den Zusammenhang störenden Einzelbeschreibungen vorzulegen. Dass ich den in diesem Sinn fragmentarischen Entwurf trotzdem vorlege, ist vor allem von der Zuversicht her begründet, der angestrebte Überblick vermittle für einen Teil bisher bekannter Sachverhalte in einem grösseren Bezugssystem ein besseres Verständnis und die geäusserten Feststellungen und Hypothesen werden weiterer Vertiefung und Überprüfung rufen.

Die Arbeit muss in sich folgenden Teilen im Druck erscheinen, weshalb als Vorwegnahme kurz die aus den Resultaten sich ergebende Wichtigkeit des Themas umrissen sei. Die Evolution des Ontogenesetypus erfolgt unbeschadet der systematischen Zugehörigkeit einer Form auf eine einheitliche und weitgehend übereinstimmende Weise. Es geht bei diesem stammesgeschichtlichen Prozess ja nicht um Veränderung von Einzelmerkmalen wie bei der Evolution der Arten,

sondern um die Abwandlung von diesen übergeordneten Ganzheiten. Der Einblick in ein derartiges Geschehen vermittelt damit Kriterien, welche eine Prüfung der phylogenetischen Stellung rezenter Säugervertreter und -gruppen zulassen.

Die Aufgliederung des Stoffes auf die nacheinander im Druck erscheinenden Teile ist die folgende. Nachdem im ersten der Ontogenesetypus hinsichtlich seiner Gestaltmerkmale analysiert wird, handelt der 2. Teil von den Cerebralisationsmerkmalen, der 3. von seinen zeitlichen Aspekten. Im vierten Teil wird das allgemein abgehandelte am Beispiel konkreter Vertreter und Gruppen illustriert und zusammengefasst.

Material

Mit der einleitenden Übersicht ist bereits die Problematik des Materialumfangs angedeutet. Ein Studium der Evolution des Ontogenesetypus müsste die Entwicklungsreihen der Repräsentanten aller wichtigen Säugergruppen einbeziehen können. Nun ist es aber leider so, dass wir nicht einmal über deren Geburtszustände hinreichend orientiert wären. Nur für wenige Eutheria ist die Entwicklung etwa bis Lidverschluss in Normentafeln festgehalten. Es handelt sich dabei vor allem um die Dokumentation leicht zu züchtender Labor- und Haustiere: *Acomys cahirinus* (Dieterlen, 1963), *Mus musculus* (Witschi, 1962; Wessel, 1967), *Rattus norvegicus* (Henneberg, 1937), *Cavia cobaya* (Harman und Prickett, 1931/31; Scott, 1937), *Oryctolagus cuniculus* (Minot und Taylor, 1905), *Mesocricetus auratus* (Boyer, 1948, 1953), *Spermophilus citellus* (Völker, 1922), *Sus scrofa* (Keibel, 1894/96), *Cervus capreolus* (Sakurai, 1906). Eine Übersicht zur Entwicklung von *Manis javanica* vermitteln Huisman und de Lange (1937); Daten zur Ontogenese von Primaten sind enthalten über *Tarsius spectrum* und *Nycticebus tardigradus* bei Hubrecht und Keibel (1907), über *Homo sapiens* bei Keibel und Elze (1908). Der Grossteil der Angaben zur Skelettentwicklung stammt aus Curgy (1965), der die bekannte Literatur mit Hinweisen auf den Materialumfang umfassend berücksichtigt. Des Materialmangels wegen auf die angestrebte Übersicht zu verzichten, ist bei der Wichtigkeit des Gesamtproblems wohl nicht gerechtfertigt. Die Spezialisierungstendenzen in der modernen Biologie lassen es als unwahrscheinlich erscheinen, dass die Dokumentierung vorab von selteneren Formen in absehbarer Zeit eine Ausweitung erfahre.

Ich danke hier allen, die mir bei der Beschaffung des Materials grosszügig halfen. Vorab bin ich Herrn Professor Dr. A. Portmann verpflichtet, der mir seine während langen Jahren zusammengetragene Sammlung von Säugerstadien vollständig zur Verfügung gestellt hat. Wertvollste und bereits zu Serien verarbeitete Feten durfte ich im Senckenbergischen Institut der Universität Frankfurt dank der Freundlichkeit von Herrn Professor Dr. D. Starck einsehen. Es fanden sich darunter vor allem kostbare Primatenstadien. Herrn Professor Starck

verdanke ich sodann zwei neugeborene Bären. Aus dem Hubrecht-Laboratorium in Utrecht bekam ich Stadien von *Talpa europaea*, *Sciurus vulgaris*, *Tupaia javanica* zur Bearbeitung. Einsicht in die Schnittserie einer neugeborenen *Tupaia glis* verdanke ich Herrn Dr. W. B. Spatz, Frankfurt. Stadium VF von *Tenrec ecaudatus* stammt aus einem in Bern gebliebenen Rest des Materials von Herrn Professor Dr. H. Bluntschli; es wurde mir von Herrn Professor Dr. F. Strauss freundlicherweise überlassen. Aus dem Zoologischen Garten in Basel bekam ich folgende Neonaten: *Galago senegalensis*, *Dasyprocta aguti*, *Callithrix jacchus*, aus dem Tiergarten in Zürich einen Neonatus sowie Postnatal-Stadien von *Echinops telfairi*, aus dem Schlachthaus Zürich Feten von *Bos taurus*: ich danke den Herren Dr. E. Lang und Dr. H. Wackernagel, Basel, Herrn R. Honegger Zürich und Herrn Dr. Britschgi, Zürich. Herr Professor Dr. E. Flückiger Basel stellte mir datiertes *Felis domestica-Material* zur Verfügung, von Herrn Dr. H. Müller Hinterkappelen erhielt ich ein postnatales Stadium von *Mustela erminea*. Grossen Dank schulde ich sodann Herrn cand. phil. II O. Oeschger, der mir datierte *Erinaceus*-Embryonen und Postnatal-Stadien sowie Neonaten und Jungtiere von *Echinops telfairi* aus eigenen Zuchten in der Zoologischen Anstalt Basel zur Bearbeitung überliess. Herrn cand. phil. II H. Joller Basel verdanke ich Einsicht in Embryonalstadien von *Myotis myotis*. Dank der Vermittlung von Herrn Professor Dr. G. Wolf-Heidegger konnte ich Serien einiger Embryonen von *Talpa europaea* benützen. Dank spreche ich ausserdem den technischen Assistentinnen der Zoologischen Anstalt der Universität Basel aus. Den Zuchten von Frau M. Bruderer entstammen meine *Mesocricetus-Feten*; Fräulein V. Gätzi überliess mir aus ihrem Material *Cavia*-Stadien .Besonderer Dank gebührt Frau R. Daetwyler, die unentwegt und mit Interesse beim Schneiden und Färben der vielen Serien mithalf. Herr P. Geinoz vom Zoologischen Institut der Universität Fribourg hat das Fotografieren der Embryonen besorgt, Fräulein R. Bächinger die Aufnahme der mikroskopischen Bilder.

Begriffsinventar und kurze Zusammenfassung früherer Ergebnisse

Im Laufe der früheren und der hier vorliegenden Untersuchungen wurde es notwendig, neu erkannte Tatbestände mit neuen Begriffen zu fassen. Es seien deren wichtigste als eine Art Inventar hier vorgestellt.

TABELLE 1

Material

Abkürzungen: SST: gerade Scheitelsteiss-Länge mit Stechzirkel; SSTR: Scheitelsteiss-Länge mit Fa über den Rücken gemessen; KL: Kopflänge; q: Querschnitt; s: Sagittalschnitt; h: Horizontalschr f: Flachschnitt; Glm: Gliedmassen; S: Serie; ET: Embryonaltage; PN: Postnatal-Tage.

	Alter, Länge, Stadienzugehörigkeit	Schnitte	Aufhellungspräparat
Sciurus vulgaris			
1. Praenatale Stadien		Kopf q	
Nr. 158 *b*	23 mm SST	Rumpf q	
Hubrecht Laboratorium	Stadium VF	Glm f	
Nr. 88 *a*	Kurz vor Geburt	Kopf q	
Hubrecht Laboratorium	stehendes Stadium	Glm linke Seite f	
2. *Postnatale Stadien*	66 mm SST, 13 PN ?	Kopf q, s	Rumpf
	28 mm KL	Hand f	und Extremitäten
	69 mm SST, um 18 PN ?		Rumpf
	30 mm KL		und Extremitäten
	75 mm SST, < 22 PN	Kopf q, s	Rumpf
	32 mm KL		und Extremitäten
Mesocricetus auratus			
1. Praenatale Stadien	12½ ET, 11½ mm SST	Kopf q	
		Rumpf mit Glm q	
	13¼ ET, 15/17 mm SST	Rumpf mit Glm q	
	Stadium VF	Kopf q 2 S, Kopf s 3 S	
		Kopf h 2 S	
		Glm f 2 S	
2. Neonatus	16 ET	Kopf q 2 S, h 1 S	Rumpf und Glm
	Stadium Eu-NH		
3. Postnatale Stadien	2 PN	Kopf s	
meiste Serien von Frau	3 PN	Kopf q, s	Rumpf und Glm
M. BRUDERER-HERTER	Stadium MAB		
	5 PN	Kopf q	
	12 PN	Kopf q	
	Stadium		
	des Augenöffnens		
Mus musculus			
1. Praenatale Stadien	10, 12 mm SST	je Kopf q	
	14½ ET, 15 mm SST	Rumpf q 2 S, s 1 S	
	Stadium VF	Kopf q 1 S, s 2 S	
		h 1 S, Glm f 2 S	
	17 mm SST	Kopf q, Glm	
	19 mm SST	Kopf q, Glm	
	22 mm SST	Kopf q, Glm	
	Stadium Eu-NH	Kopf s, Glm	
	28 mm SST	Kopf q, Glm	
	29 mm SST	Kopf q, Glm	
2. Neonatus		Kopf q 2 S, s 1 S	Rumpf und Glm
3. Postnatale Stadien	3 PN	Kopf q	
	4 PN	Kopf q	
	5½ PN, Stadium MAB	Kopf q	Rumpf und Glm
	12 PN, Lidöffnung	Kopf q	

TABELLE 1 *(Fortsetzung)*

	Alter, Länge, Stadienzugehörigkeit	Schnitte	Aufhellungspräparat
tus, weisse Laborratte			
Praenatale Stadien	17½ ET, um 21 mm SST	Rumpf q, s Glm 2 S Kopf s 2 S, h 2 S, q 2 S	
Neonatus	21 ET	Kopf s	Rumpf
Postnatale Stadien	3 PN, 4 PN	Kopf q	und Gliedmassen
›mys cahirinus			
Praenatale Stadien	21½ ET, 13½ mm SST	Kopf q	
	23½ ET, 22 mm SST	Kopf h	
	Stadium VF	q 2 S Glm	
	27½ ET	Kopf q	
	30½ ET, Stadium MAB	Kopf q	
	32½ ET	Kopf q	
Neonatus	38 ET	Kopf q, Glm	Totalpräparat
via cobaya	32 ET	Rumpf s, Glm	
	Stadium VF	Kopf q 4 S, s 3 S h 2 S	
	38 ET	Kopf s, q	
ısyprocta aguti			Gliedmassen
nrec ecaudatus			
Material Hr. Prof. BLUNTSCHLI	22,5 mm SST Stadium VF	Kopf q, Rumpf q Glm	
Neonatus, Serie 86 Hr. Prof. STARCK	54 mm SST Stadium MAB	Kopf q	
inaceus europaeus			
Praenatale Stadien von ♀ 29 des Materials OESCHGER	14/16 ET, 15,5 mm SST	Kopf q Vordergliedm	
von ♀ 112 des Materials OESCHGER	16/18 ET, 23 mm SST Stadium VF	Rumpf s, Glm Kopf q	
Neonatus	34/35 ET, KL 27 mm Stadium Eu-NH	Kopf q, Glm	
Postnatales Stadium	12 PN, nahe MAB und Augenöffnen	Kopf q	Gliedmassen
:hinops telfairi			
Neonatus	55 mm SST, Stadium MAB	Kopf q, Glm linke Seite	Totalpräparat
Stadium mit Augenöffnen	10 PN	Kopf q	Gliedmassen rechte Seite

TABELLE 1 *(Fortsetzung)*

	Alter, Länge, Stadienzugehörigkeit	Schnitte	Aufhellungspräparat
Talpa europaea			
1. Praenatales Stadium Serie von Hr. Prof. LUDWIG	22 mm SST Stadium VF	Kopf q, s, h Rumpf s	
2. Neonatus, Nr. 194 Hubrecht Laboratorium	33 mm SST, noch vor Stadium Eu-NH	Kopf q Glm rechte Seite	
Lepus europaeus			
Praenatale Stadien	24 mm SST	Kopf q Rumpf q, s, Glm	
	52 mm SST	Kopf q	
	54 mm SST, vor Eu-NH	Kopf q, Glm	
Oryctolagus cuniculus			
Neonatus		Ohrregion q	Rumpf und Gliedmassen
Myotis myotis			
Nr. 4/7 aus dem Material von H. JOLLER	12 mm SST Stadium VF	Kopf q Rumpf s, Glm	
Chaetophractus sp.			
Neonatus * 22.7.1938, Zoologischer Garten, Basel	35 ET, 100 mm SST		Total aufgehellt
Bradypus sp., Serie 175 Hr. Prof. STARCK	36 mm SST Zwischen VF und Eu-NH	Kopf q	
Serie 171 Hr. Prof. STARCK	64 mm SST Stadium Eu-NH	Kopf q	
Dasypus novemcinctus Serie 115, Hr. Prof. STARCK	54 mm SST Stadium Eu-NH	Kopf q	
Eigenes Stadium	70 mm SST Stadium MAB	Ohrregion s	Gliedmassen Kopfhälfte
Mustela erminea			
von Hr. MÜLLER	Entwicklungsmässig 10 PN, KL 27 mm	Kopf q Hand, Fuss	
Felis domestica			
1. Praenatale Stadien	42 mm SST Stadium VF	Kopf q 2 S h	
	60 mm SST	Kopf q, h	
Serie 144, Hr. Prof. STARCK	83 mm SST Stadium Eu-NH	Kopf q	
2. Neonatus		Ohrregion q	Total aufgehellt

TABELLE 1 *(Fortsetzung)*

	Alter, Länge, Stadienzugehörigkeit	Schnitte	Aufhellungspräparat
is familiaris			
Praenatales Stadium, Nr. 140 Hr. Prof. STARCK	86 mm SST, vor aber nahe Eu-NH	Kopf q	
us arctos ferox		Kopf q	
Neonatus, Serie 241/43 Hr. Prof. STARCK			
us arctos			
Neonatus, Geschenk von Hr. Prof. STARCK	226 mm SSTR	Ohrregion q	Fuss
cavia			
Praenatales Stadium von *P. arborea*	104 mm SST, 125 mm SSTR, Stadium MAB überschritten	Ohrregion q	Gliedmassen
Neonatus von *Procavia* sp.			Gliedmassen
taurus	61 mm SST	Kopf q, s	
	70 mm SST		Total aufgehellt
	97 mm SST		Total aufgehellt
	100 mm SST		Total aufgehellt
	105 mm SST	Kopf q, s	
	114 mm SST		
	140 mm SST		Total aufgehellt
scrofa, Serie 20 Hr. Prof. STARCK	30 mm SST vor VF	Kopf s Rumpf mit Glm s	
us caballus	72 mm SST	Kopf q, s Glm	
aia javanica 576 *b*			
Hubrecht Laboratorium praenatales Stadium	22 mm SST Stadium VF	Kopf q, Glm	
glis	59 mm SST	Kopf q	
Neonatus, Serie Hr. Dr. SPATZ			
crocebus murinus			
Serie EM 193 *a* Prof. FEREMUTSCH, Bern	15,5 mm SST Stadium VF	Kopf q	
odictius potto			
Totgeburt 13.2.1952 von Hr. Dr. RAHM	125 mm SSTR	Glm	Gliedmassen

TABELLE 1 *(Fortsetzung)*

	Alter, Länge, Stadienzugehörigkeit	Schnitte	Aufhellungspräparat
*Galago senegalensis**	69 mm SST		Gliedmassen
Neonatus	85 mm SSTR		
Callithrix jacchus			
1. Praenatales Stadium Hubrecht Laboratorium	34 mm nach Stadium VF	Kopf q	
2. Frühgeburt 9.3.67, Zoologischer Garten Basel	59 mm SST 75 mm SSTR	Ohrregion q	Gliedmassen
Cebus capucinus (Totgeburt) Neonatus, Langen-Erlen	225 SSTR		Gliedmassen
Macaca			
1. Praenatales Stadium *M. javanicus* Nr. 120/23 Hr. Prof. STARCK	85 mm SST Stadium MAB	Kopf q	
2. *M. irus*, als Frühgeburt bezeichnet	105 mm SST Stadium MAB		Gliedmassen
3. Postnatales Stadium *M. cynomolgus*	2 PN, etwa 150 mm		Gliedmassen
Papio hamadryas			
Nr. 237, Hr. Prof. STARCK	33 mm SST Stadium VF	Kopf q	
Pan troglodytes			
Praenatales Stadium 382, 321 Hr. Prof. STARCK	71 mm SST zwischen Eu-NH und MAB	Kopf q Glm	
Balaenoptera physalus	90 mm Gesamtlänge	Kopfhälfte q	
T 223, Hr. Prof. PILLERI			

Ontogenesetypus

Unter Ontogenesetypus verstehen wir einen bestimmten Geburtszustand, der primär durch den Grad der erreichten Cerebralisierung und in einem bestimmten Umfag auch durch die Gestaltorganisation (MÜLLER, 1969 *b*) definierbar ist. Der Cerebralisationsgrad ist bestimmt 1. durch die Hirnmasse, fassbar im Vermehrungsfaktor n. PORTMANN und MANGOLD; der Vermehrungs-

faktor ist die Zahl, mit welcher das Gewicht des Neonaten-Gehirns multipliziert werden muss, um das Adultgewicht zu erhalten; 2. durch die Hirnstruktur und zwar in jenen Fällen, wo Strukturentwicklung und Massenzunahme gesonderte und unabhängige Cerebralisationsprozesse darstellen würden. Wir wissen über des Verhältnis der beiden Prozesse noch nichts näheres. PORTMANN und MANGOLD stellen fest, dass ein Vermehrungsfaktor von mehr als 5 immer einen Nesthocker, ein Wert von weniger als 5 immer einen Nestflüchter charakterisiert, gleichgültig, ob im ersten Fall der Faktor im Hinblick auf die Vögel einen Nesthocker charakterisiert, der von einem primitiven Nestflüchter abzuleiten ist oder im zweiten Falle im Hinblick auf die Säuger einen Nesthocker, der stammesgeschichtlich auf dem Weg zum sekundären Nestflüchter sich befindet. Wenn wir in Tabelle 2 auch die Vorfahren der Säuger einbeziehen, so stellen wir bezüglich der phylogenetischen Stufe der beiden Nesthocker völlige Übereinstimmung fest; auch der Säuger- ist wie der Vogel-Nesthocker direkt aus einem primitiven Nestflüchter abzuleiten. Der Unterschied zwischen Vögeln und Säugern besteht darin, dass bei letzteren der Nesthocker die Vorstufe zu einem neuen Nestflüchterstatus darstellt.

TABELLE 2

Stammesgeschichtlicher Übergang zum Nesthocker bei Vögeln und Säugern; Ontogenesetypen der Eutheria

Vögel				
Primärer Nestflüchter →	Nesthocker			
*Säuger**				
Primärer Nestflüchter —	Primitiver Nesthocker —	Primitiver sekundärer Nestflüchter —		→ Evoluierter sekundärer Nestflüchter
			Evoluierter Nestflüchter m. Nesthockermerkmalen [1]	
Primärer Nestflüchter —	Primitiver Nesthocker —	—	→ Evoluierter Nesthocker [2]	
	VERMEHRUNGSFAKTOR: > 5	VERMEHRUNGSFAKTOR: um 2	VERMEHRUNGSFAKTOR: 1: 4—2 2: > 5, bis 40	VERMEHRUNGSFAKTOR: < 5

* Unter Berücksichtigung der rezent nicht mehr vorhandenen Vorfahren.
[1] *Primates.*
[2] *Fissipedia* und ein Teil der *Primates, Sciuridae.*

Wir sehen: der Begriff O-Typus als Oberbegriff für Nesthocker und Nestflüchter enthält bereits eine Cerebralisationskomponente. Darum sprechen wir nach Möglichkeit einerseits von Gestaltzustand und Gestaltentwicklung, anderseits von Cerebralisationsgrad und Hirnentwicklung.

Das Verständnis für den Wechsel verschiedener O-Typen innerhalb der gleichen Gruppe (Tabelle 2) erschliesst sich m.E. aus der Betrachtung des Trends zu immer höherer Cerebralisation, welcher bei Vögeln und Säugern zu beobachten ist. Grössere Massenentfaltung des Gehirns verlangt längere Entwicklungszeit. Soll durch langdauernde Hirnentwicklung die Erhaltung der Art infolge langer Unreifephasen der Nestlinge nicht unnötig gefährdet werden, ist die Etablierung einer immer länger dauernden intrauterinen Entwicklungszeit, die Evolution der Viviparität, notwendig. Die Zeitverkürzungen, die auf dem Weg zum Lebendgebären vorerst notwendig werden, haben bei Säuger-Vorformen die Entstehung von Nesthockern zur Konsequenz (MÜLLER, 1969 *a*). Erst nach dem Übergang von der oviparen zur viviparen Nesthockerstufe kann die Tragzeit sukzessive verlängert werden, so dass jetzt sekundäre Nestflüchter mit der Möglichkeit zu immer stärkerer Massenvergrösserung des Gehirns evoluieren. Wir werden sehen, dass auch der Typus des mit offenen Sinnesorganen geborenen, motorisch noch recht unbeholfenen Primaten (sekundärer Nesthocker n. PORTMANN) höchst wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Volumenvergrösserung des Gehirns entstanden gedacht werden kann.

Bezeichnung der Ontogenesetypen

PORTMANN hat folgende Begriffe zur Bezeichnung der O-Typen einführt: der *sekundäre Nestflüchter* der *Mammalia* unterscheidet sich vom *primären Nestflüchter* der *Sauropsida* dadurch, dass ihm stammesgeschichtlich Ahnen vom primären Nesthockertypus vorausgehen. Als *primäre* gelten die mit geschlossenen Sinnesorganen zur Welt kommenden *Nesthocker* der Vögel und der primitiven Säuger. Der *sekundäre Nesthocker* zeichnet sich durch offene Sinnesorgane und motorische Unreife aus.

Da der Gestaltzustand der primären Nesthocker ein recht verschiedener sein kann, habe ich folgende Bezeichnungen eingeführt: Der Typus des *extremen Nesthockers* findet sich bei den Neonaten der *Monotremata* und der *Marsupialia.* Die in der Ontogenese als Stadium VF bezeichnete stammesgeschichtlich eventuell früheste Geburtssituation von *Eutheria*-Vorfahren verkörpert ihn in etwas weniger extremer Ausprägung. Mit *Eutheria-Nesthocker* wird ein Geburtszustand bezeichnet, der bei Nagern und Insektenfressern häufig vorkommt. Der stammesgeschichtlich unmittelbar auf die Nesthockerstufe folgende noch niedrig cerebralisierte Nestflüchter ist ein *primitiver Eutheria-Nestflüchter*, Neonaten der *Eutheria*-Nestflüchter mit einem TI > 10 heissen *evoluierte Eutheria (Eu)- Nestflüchter.*

Evolution des O-Typus und Veränderung des Geburtszustandes

Evolution des O-Typus bedeutet innerhalb der Säuger eine kontinuierliche Abwandlung des Geburtszustandes von der Nesthocker zur Nestflüchter-Situation. Im Normalfall ist damit der Fortschritt von niedriger zu höherer Cerebralisationsstufe verbunden. Prospektiv kann deshalb jede dieser Veränderungen als „Verbesserung" des Geburtszustandes betrachtet werden.

— Eine Veränderung des O-Typus hinsichtlich seiner Gestaltkomponente kommt zustande infolge Geburt auf je fortgeschrittenerem Gestaltzustand. Mit ihm ist ein wirklicher Fortschritt noch nicht hinsichtlich der rezenten Situation, sondern lediglich praesumptiv, im Rahmen der noch weiterlaufenden Evolution gegeben, indem auf diese Weise die Geburtsorganisation immer näher jener somatischen Grundlage MAB kommt, welche die früheste Voraussetzung für eine Aktualisierung von Nestflüchterverhalten darstellen dürfte (MÜLLER, 1969 *b*, *c*; vergl. S.72). Von der Gestaltstufe Eu-NH bis zum Geburtsstadium mit weit fortgeschrittener Ossifikation führen kontinuierliche Zwischenstadien.

— Ein Fortschritt bezüglich der Cerebralisierung kommt durch Verkleinerung des Vermehrungsfaktors zustande. Fällt infolge fortschreitender Verlängerung des intrauterinen Aufenthalts der Wert unter 5, so ist die Evolution des Nesthockers zum Nestflüchter erreicht. Bei Eu-Nestflüchtern können wir von einer „Verbesserung" des Geburtszustandes sprechen, wenn der TI der Adultform ansteigt.

Gestaltstadien

Da wir es mit einer Evolution der O-Typen zu tun haben, besteht unser Material aus Neonaten; diese Neugeborenen sind das Produkt einer bereits durchlaufenen stammesgeschichtlichen Entwicklung. Über mögliche Anfänge der phylogenetischen Reihe müssen ausserdem die intrauterin durchlaufenen Stadien der rezenten Formen Auskunft geben. Tabelle 3 enthält die Ossifikationsmerkmale, welche die wichtigsten Gestaltstadien charakterisieren. Die in der Tabelle verwendeten Abkürzungen besagen:

TABELLE 3

Ossifizierende Skelettelemente der Gestaltstadien VF bis MAB

	Gliedmassen- und Beckenelemente	Desmale Kopfelemente	Chondrocraniale Elemente
STADIUM VF	Clavicula	Dentale	
		Maxillare	
		Praemaxillare	
		Parietale	
		Frontale	
	Humerus	Vomer	
	Radius	Palatinum	
	Ulna	Squamosum	
	Femur	Jugale	
	Tibia	Pterygoid	
	Fibula	Lacrimale	
		Nasale	
	Ilium	Tympanicum	
		Goniale	Ala temporalis
STADIUM EU-NH	Endphalangen 2—5	Interparietale	
	Metacarpalia 2—5		Exoccipitalia
	Metatarsalia 2—5		Basioccipitale
			Supraoccipitale
	Ischium		Basisphenoid
	Alle Phalangenglieder		Orbitosphenoid
			Praesphenoid
	Pubis		Ohrkapsel
STADIUM MAB	Calcaneus Talus		Malleus, Incus
	Beginn der Carpusossifikation		Siebbeinplatte
	Fortschreitende Tarsus- und Carpusossifikation		

LISTE DER ABKÜRZUNGEN

VF Vorfahrenstadium, hypothetisch als Geburtsstadium von Proto-*Eutheria* interpretiertes Stadium, welches von den rezenten Formen intrauterin durchlaufen wird,

Eu-NH Geburtsstadium der primitivsten rezenten *Eutheria*,

MAB Stadium mit Malleus-Ablösung.

Ausser diesen für die Gestaltstadien gebrauchten werden folgende Abkürzungen verwendet:

ENFl	evoluierte Nestflüchter	O-Typus	Ontogenesetypus
ET	Embryonaltage	PKG	primäres Kiefergelenk
Eu	*Eutheria*	PN	postnatale Tage
KG	Kiefergelenk	PNFl	primitiver *Eutheria*-Nestflüchter
MK	Meckelscher Knorpel	SKG	sekundäres Kiefergelenk
Mo	Monate	TI	Totalindex
NFl	Nestflüchter	Wo	Wochen

Kombination von Gestalt- und Cerebralisationsstufen

Ein bestimmter Gestaltzustand bei Geburt kann Formen von je verschiedenem Totalindex zugehören, sodass sich stammesgeschichtlich je neue Evolutionsstufen der O-Typen ergeben. Ein mit der Organisation MAB zur Welt kommender Nesthocker mit einem Adult-TI von weniger als 10 stellt einen phylogenetisch primitiveren O-Typus dar als ein Neonatus derselben Gestaltsituation aber mit einem Adult-TI von >10. Analoge Stufungen ergeben sich für Nestflüchter der Organisation MAB usw. In Tabelle 12 sind die bekannten Säuger in dieser Weise nach Gestalt- und Hirnmerkmalen geordnet.

Entwicklungsdauer und Evolution der Tragzeit

Die praenatale Entwicklungsphase könnte im Hinblick auf unser Gestaltstadium VF günstig gegliedert werden in eine embryonale bis zum Lidverschluss dauernde und in eine fetale, bis zur Geburt sich erstreckende Periode. Wir sprechen jedoch aus didaktischen Gründen nur von Embryonalzeit und bezeichnen alle praenatalen Entwicklungsdauern mit ET (absolute Werte grossteils n. ASDELL, 1964). Postnatale Entwicklungszeiten versehen wir mit der Abkürzung PN.

Die bis zur Geburt sich erstreckende Entwicklungsdauer = *Tragzeit* erfährt im Verlaufe der Stammesgeschichte eine kontinuierliche Verlängerung und ist im Normalfall von einer Verbesserung des Geburtszustandes begleitet. Tritt nur die Verlängerung, nicht aber eine gleichzeitige Verbesserung der Geburtssituation auf, spreche ich von *Tragzeitdehnung*. Bis zum Erreichen des primitiven Eu-Nestflüchterstadiums erfolgt die Verlängerung durch das Anfügen geringer Zuwachszeiten: ich spreche von additiver *Tragzeitverlängerung*. Sie hat zur Folge, dass die Neugeborenen einer evoluierenden Form kontinuierlich mit je fortgeschrittenerer Geburtsorganisation zur Welt kommen bis die Verlängerung schliesslich ein Ausmass erreicht hat, da Geburtstermin und Augenöffnen zusammenfallen und ein Nestflüchter geboren wird. Die intrauterinen Dauern der höheren *Eutheria* entstehen durch eine multiplikative Verlängerung der beim Erreichen des Nestflüchterstatus vorliegenden Tragzeit. Sie erscheinen dieser gegenüber nämlich um einen bestimmten Faktor vervielfacht. Von der Verlängerung ist die vor der

Implantation liegende Zeitphase ausgeschlossen. Die multiplikative Tragzeitverlängerung schafft die für höhere Massenentwicklung des Gehirns notwendigen intrauterinen Entwicklungsdauern. Gleichbleibende Entwicklungsgeschwindigkeiten vorausgesetzt, kann die Volumenvergrösserung umso ergibiger ausfallen, je stärker die Tragzeit verlängert wird.

Entwicklungsgeschwindigkeit

Wir definieren die Entwicklungsgeschwindigkeit als Entwicklungsfortschritt in der Zeiteinheit. Verlängerung der Ontogenesezeit (Zeit bis Augenöffnen) ohne gleichzeitige Vergrösserung der Leistung (= Steigerung des Hirnindex) bedeutet Verlangsamung der Entwicklungsgeschwindigkeit.

Voraussetzungen und methodische Grundlagen

1. *Die Dokumente*

Während für ein Studium der Evolutionsprozesse der adult realisierten Säugerformen die Paläontologen auf Fossilmaterial zurückgreifen können, fehlen uns derartige Dokumente. Denn Versteinerungen sagen über den O-Typus einer Form nichts aus. Auch für die Paläontologen liegt übrigens unter anderem gerade darin eine Schwierigkeit, indem eine Zuordnung von Übergangsformen entweder zu reptilhaften Säugern oder zu noch säugerähnlichen Reptilien aufgrund morphologischer Kriterien nicht möglich ist, da er keine Aussage darüber machen kann, ob die Jungen dieser Formen noch als Nestflüchter wie die *Reptilia* oder bereits als Nesthocker wie die *Mammalia* zur Welt kamen. Es gehört aber zum Typus des echten primitiven Säugers, dass als Folge der Evolution zur viviparen Fortpflanzungsweise die Jungen als Nesthocker geboren werden (Müller, 1969 *a*).

In gewissem und übertragenem Sinn stehen aber auch uns eine Art Fossilien zur Verfügung. Wegen fehlender Tragzeitverlängerung oder infolge des Auftretens von Tragzeitdehnungen können sich Blockierungen einstellen, sodass vor allem primitive Formen ihren O-Typus unverändert beibehalten. Damit liegen rezent dann Geburtsverhältnisse vor, wie sie für stammesgeschichtlich sehr frühe *Eutheria* und sogar für ihre Ahnenformen charakteristisch sein dürften. Derartige Neonaten sind ausser bei den primitiv gebliebenen *Eutheria* innerhalb der *Marsupialia* und bei den *Monotremata* anzutreffen. Weitere Dokumente verdanken wir dem Umstand, dass in der Ontogenese aller, auch der höchst evoluierten *Eutheria*, die Gestaltentwicklung in wichtigen Zügen als Rekapitulation abläuft und dass früher in der Phylogenese einmal als Neonaten aufgetretene Stadien sich jetzt als intrauterine Stadien vorfinden. Wir werden sehen, dass wir dabei für das frühest

realisierbare Geburtsstadium VF ein Merkmalskorrelat antreffen, das erste Funktion der lebensnotwendigen Organe garantiert.

Für das Eintreten von stammesgeschichtlich später als in VF aufgetretene Geburtszustände sind an intrauterinen Stadien keine besonderen Gestaltindizien mehr abzulesen. Doch ermöglicht uns die reiche Skala der rezent vorhandenen Neonati die Feststellung, dass auch nach VF in bezug auf die Geburtsgestalt Rekapitulationsprozesse vorliegen, wenn wir von Spezialisationen und Grössenveränderungen absehen. Dabei werden auch funktionell unwichtig gewordene Strukturen (siehe transitorische Verschlüsse) immer noch ausgebildet. So vollzieht sich die Gestaltentwicklung im O-Typus dank der Wiederholung früher stammesgeschichtlicher Phasen und Zustände relativ übersichtlich.

Evolution der Säuger besagt aber in erster Linie Cerebralisation. Und hier haben wir um sehr vieles komplexere Verhältnisse zu erwarten. Frühere Arbeiten (MÜLLER, 1969 *a*, *b*) haben darüber bereits soviel ergeben, dass die Cerebralisationsprozesse in grosser Unabhängigkeit zur Gestaltentwicklung verlaufen.

Aufgrund dieser ganz andersartigen Dokumentation liegen beträchtliche Unterschiede zur paläontologischen Arbeitsweise vor. Während der Paläontologe das Resultat einer stammesgeschichtlichen Veränderung vor sich hat und er ihr Werden infolge der Lückenhaftigkeit des Materials nur mit Hilfe von Formenreihen erfassen kann, besteht dank der Rekapitulationen für uns die Möglichkeit, das Werden selbst zu verfolgen. Im Falle der Paläontologen wird die Phylogenese der Adultformen, in dem unsern jene ihrer Neonaten zu rekonstruieren versucht. Durch Einbezug der ontogenetischen Zeit wird es unter Umständen möglich, mit Hilfe geeigneter Kriterien Aussagen zur Evolutionsgeschwindigkeit zu formulieren. Was an Vorteilen der ontogenetischen Methode weiter ins Gewicht fällt, ist sodann der Umstand, dass unsere Dokumente nicht allein über die dem Paläontologen oft nur in Fragmenten zugänglichen Skelett-Teile, sondern auch über deren Zuordnung zu andern Organen Auskunft geben. Ich denke hier vor allem an die Wichtigkeit, die der epitheliale Lippenverschluss in der Phylogenese des sekundären Kiefergelenks gespielt haben muss (MÜLLER, 1968 *a*).

Die beiden Arbeitsweisen sind komplementär. Während aber die paläontologische sich schon lange eingebürgert hat und ihre Methoden im Verlaufe der Zeit stetig verbessert werden konnten, bedeutet das Studium der stammesgeschichtlichen Veränderungen der Ontogenesetypen noch weitgehend Neuland. Die schon von PORTMANN erarbeiteten und hier etwas ausgeweiteten Methoden bedürfen weiterer Verbesserung. Doch schon jetzt dürften die mit ihrer Hilfe gewonnenen Einsichten und Hypothesen dazu angetan sein, diesem noch weithin unbekannten Arbeitsgebiet mehr Beachtung zu erwerben.

2. *Zur Frage der Methoden*

Ein Studium der evolutiven Veränderungen der *Eutheria*-Geburtszustände setzt klar definierte und innerhalb der konkreten Fälle bereits bekannte O-Typen voraus. Das methodische Vorgehen für eine (in dieser Arbeit zum grossen Teil noch zu leistende) Einstufung von Ontogenese- und Geburtsstadien rezenter *Eutheria* ist deshalb zu trennen von jenen methodischen Gesichtspunkten, die den Vergleich der O-Typen als solchen betreffen.

a. *untergeordnete methodische Gesichtspunkte*

welche die Einordnung der Neonaten zu definierten Gestalt- und Hirnstadien betreffen, sind in früheren Arbeiten besprochen worden. Sie sollen nur kurz zusammengefasst werden.

aa. die Aufstellung von Gestaltstadien

wird möglich durch den Umstand, dass die Gestaltentwicklung in grossen Zügen als Rekapitulation abläuft. Das gilt vorab für die Ossifikationsprozesse (Müller, 1968 *b*, 1969 *a*). Aeusserst konservativ wird im Ontogeneseplan auch die Entstehung der transitorischen Verschlüsse beibehalten. Dem vorübergehend vorhandenen Nasenpfropf hat bereits Weber (1949) Indizcharakter abgesprochen. Ich schliesse mich dieser Ansicht an. Auch der Zustand des Integuments kann in unsere Betrachtung nur mit Vorsicht einbezogen werden. Es finden in der Integumentdifferenzierung in Anpassung an neue Tragzeitverhältnisse Verschiebungen statt, die zudem durch ökologische Faktoren noch modifiziert sein dürften. So werden zum Beispiel die *Fissipedia* der Gestaltstufe MAB mit stark behaartem Integument geboren, während *Myotis myotis* auf viel fortgeschrittener Gestaltstufe fast nackt zur Welt kommt. Aufgrund vorab der Ossifikationsmerkmale unterscheiden wir die in Tabelle 3 eingetragenen Gestaltstadien. Stadium VF ist ausser durch die angeführten Verknöcherungen durch eben entstandenen Lidverschluss, durch verwachsenen Meatus acusticus und durch geschlossenen sekundären Gaumen charakterisiert.

Fakten, welche die Eingliederung von Ontogenese- und Geburtsstadien zu diesen Gestaltstadien veranlassen, können entsprechend der Hauptthematik für individuelle Vertreter nicht im einzelnen aufgeführt werden. Sie werden in vielen Einzelarbeiten bereits gegeben und müssen dort eingesehen werden. Für wichtige und besonders gut dokumentierte Formen sind detailliertere Angaben in den Tabellen 10, 11 aufgeführt. Eine möglichst umfassende Einstufung der *Eutheria* nach Literaturangaben und eigenen Untersuchungen wird in Teil 4 angestrebt.

bb. methodische Grundlagen für die Aufstellung von Hirnstadien

Da im O-Typus ausser einem bestimmten Gestalt- auch ein bestimmter Hirnzustand vorliegt, müssen wir auch Hirnstadien aufstellen, falls zu erwarten ist, dass Gestalt- und Hirnentwicklung je eigene Wege gehen. Ich habe mit einem abgekürzten Verfahren in einer Arbeit zum Verhältnis eben dieser beiden Prozesse festgestellt, dass nach Gestaltstadium VF diese Unabhängigkeit vorhanden und die Aufstellung derartiger Hirnstadien eine methodische Notwendigkeit ist (MÜLLER, 1969 *b*); sie müssen, unbeschadet der je verschiedenen Adultcerebralisation von allen Formen duchlaufen werden. Ich verwende vorläufig, nach dem eben erwähnten abgekürzten Verfahren zwei derartige Stadien, die innerhalb verschiedener *Eutheria* verglichen werden können: das bei Lidverschluss vorliegende und jenes beim Augenöffnen realisierte.

1. Hirnmerkmale des Lidverschluss-Stadiums liegen bei verschiedensten *Eutheria* in übereinstimmender Weise vor; ich habe sie bei folgenden Formen entweder selbst festgestellt oder durch Literaturangaben belegt gefunden für *Mus musculus, Sciurus vulgaris, Oryctolagus cuniculus* (BECK, 1940), *Lepus europaeus, Talpa europaea, Erinaceus europaeus, Tupaia javanica, Microcebus murinus, Equus caballus, Bos taurus.* Im Bulbus olfactorius ist die Anlage der Pyramidalis interna deutlich; in der Retina ist die Nervenfaserschicht sichtbar, die Anlage der Ganglien-Zellschicht vorhanden und von der äusseren primitiven Körnerschicht gut zu unterscheiden; in den Hemisphären ist die Rindenplatte vollständig angelegt; an Kommissuren sind hier vorhanden die C. anterior und (*Microcebus murinus* ausgenommen) die C. hippocampi; Corpus callosum-Fasern sind in den meisten Fällen noch nicht ausgebildet. Die Kleinhirnplatte weist ausser der Granularis externa ein Stratum moleculare und eine dichte Zone bipolarer Neuroblasten auf.

Die mir bekannten *Marsupialia* und *Tachyglossus aculeatus (Monotremata)* realisieren beim unmittelbar vor Geburt entstehenden Lidverschluss einen primitiveren Hirnzustand: Es liegen in den Hemisphären lediglich die Matrix, eine Mantelschicht und zum Teil eine Randzone vor (MÜLLER, 1969 *a*) (Abb. 12).

2. Auch zur Zeit des Augenöffnens ist ein bestimmter Hirnzustand erreicht, der durch die Lösung der Lidverwachsung indikatorartig nach aussen angezeigt wird. Die zu diesem Zeitpunkt realisierte Strukturierung darf wohl als adultnah bezeichnet werden. Dafür sprechen bei primitiven Formen folgende Fakten: Zur Zeit des Augenöffnens tritt der reife EEG (Elektro-Encephalogramm)-Typus auf; ein relativ fortgeschrittener Mylinierungszustand ist vorhanden; schon einige Zeit vor dem Augenöffnen setzt eine bedeutende Produktion von NISSL-Substanz ein; es entstehen „spindle

bursts", welche die letzte Differenzierungsphase der Dendriten anzeigen; die Cortexschichten sind weitgehend zu unterscheiden; es treten koordinierte Bewegungen auf. Aber nicht allein bei primitiven *Eutheria*, sondern selbst bei *Homo sapiens* ist n. Angaben in KAHLE (1969) bei Feten von 7Mo (das sind Entwicklungsstadien mit sich öffnenden Augen) ein fortgeschrittener Differenzierungsgrad erreicht: im 7.Mo besteht in fast allen Hemisphären-Regionen die Rinde aus sechs Schichten, die Matrix ist zum Teil völlig aufgebraucht und das embryonale Ependym in Bildung.

Bei Lidverschluss liegt also bei vielen *Eutheria* ausser einer übereinstimmenden Gestalt- auch eine vergleichbare Hirndifferenzierung vor: das Lidverschluss-Stadium kann als Gestalt- und Hirnstadium verwendet. werden. Da im Gegensatz dazu das Augenöffnen und der ihm korrelierte Hirnzustand bei verschiedenen Formen je verschiedener Gestaltdifferenzierung zugeordnet sein kann, brauche ich das Lidöffnungs- nur als Hirnstadium.

Beim Vergleich der Hirnstadien verschiedener Formen mache ich im Sinne einer Arbeitshypothese die Voraussetzung, die Strukturierungs- und Massenentwicklungsprozesse würden auf allen Cerebralisationsstufen in gleichbleibender Zuordnung sich vollziehen. Von höher cerebralisierten Formen ist dabei zu erwarten, dass sie eine bestimmte Differenzierung später erreichen als niedrig cerebralisierte, weil mehr Hirnmasse ausgebildet werden muss.

Da grössere Massenentwicklung des Gehirns längere Entwicklungsdauer beansprucht, liegen bei gleichbleibender Entwicklungsgeschwindigkeit für je höhere Cerebralisationsstufen je neue absolute Entwicklungsdauern vor. Die Beachtung dieser Umstände ist für eine Beurteilung der Zeitverhältnisse wichtig. Ich erläutere anhand eines Beispiels. *Felis domestica* und *Canis familiaris* öffnen die Augen nach einer übereinstimmenden Dauer von 63ET + 14PN (*Canis* ev.12), doch bildet *Canis familiaris* mit einem Adult-TI (*Canidae* TI > 25) ein schwereres Gehirn aus als *Felis domestica* mit einem TI von 19,5. *Canis* weist gegenüber *Felis* eine raschere Hirnentwicklung auf.

Es ist also zur Beurteilung des zeitlichen Aspekts die Kenntnis der TI (n. MANGOLD-WIRZ, 1966) unerlässlich.

b. *Übergeordnete methodische Gesichtspunkte*

betreffen den Ontogenesetypus als Integration von Gestalt- und Hirnsituation und beziehen sich vor allem auf die Frage der Vergleichbarkeit verschiedener Neonaten. Denn um die von den O-Typen durchlaufenen Evolutionsprozesse erfassen zu können, ist eine Gegenüberstellung der Neonaten evoluierter mit jenen primitiverer Formen notwendig, welche als

Modelle möglicher Vorfahren angesprochen werden können. Ich vergleiche dabei *Eutheria*, welche sich durch ähnliche relative Hirnentwicklungsgeschwindigkeit auszeichnen, das sind Formen, deren Lidlösung sich bei übereinstimmender Gestaltorganisation vollzieht. Tabelle 4 gibt in den Vertikalreihen eine vorläufige Übersicht von Beispielen. Bei Beurteilung der Zeitverhältnisse vergleiche ich Säuger, die ausserdem einen ähnlichen Adult-TI aufweisen (in Tabelle 4 punktiert umrandet).

TABELLE 4

Vergleichbare Formen nach TI und Verhältnis der Differenzierungsgeschwindigkeiten

		Rasche Hirnentwicklung	Intermediäre Verhältnisse	Intermediäre Verhältnisse	Langsame Hirnentwicklung
'I is 10	NESTHOCKER	*Tupaia glis* 9,86		*Mesocricetus auratus* 5,39 *Rattus* 5,5	*Mus musculus* 3,85 *Myotis myotis* 3,84
	Primitive NESTFLÜCHTER	*Lepus europaeus* 10,4		*Cavia cobaya* 6	*Acomys cahirinus*
'I m 20	Evoluierte NESTFLÜCHTER	*Nasua rufa* 22,9 *Callithrix jacchus* 21,4	*Felis domestica* 19,5 *Canis familiaris*		
'I 0/70		*Cebus capucinus* 68,1 *Gorilla gorilla* 66,1 *Pongo pygmaeus* 70,3			

1. TEIL

ZUR EVOLUTION DER GEBURTSGESTALT: GESTALTSTADIEN DER EUTHERIA

INHALT

Die Kenntnis der von den *Eutheria* bei Geburt realisierten Gestaltstadien ist notwendig, um das stammesgeschichtliche Fortschreiten von primitivsten Nesthockern bis zu noch niedrig cerebralisierten Nestflüchtern zu verfolgen. Eine möglichst umfassende Übersicht zur Gestaltsituation der Neonati verschiedener systematischer Gruppen wird im 4. Teil darzustellen versucht. Für die Interpretation der bei den *Eutheria* realisierten Geburtsgestalten und für eine Rekonstruktion ihrer Phylogenese gibt eine Konfrontation mit den weit primitiveren Geburtsverhältnissen bei *Marsupialia* und *Monotremata* wichtige Anhaltspunkte (Müller, 1969 *a*).

I. Stadium VF; zur Hypothese eines Geburtsstadiums von Eutheria-Vorfahren

Mit Stadium VF bezeichne ich jenes Ontogenese-Stadium der *Eutheria*, bei welchem der Lidverschluss eben entstanden ist. Ich habe die Bezeichnung VF = Vorfahrenstadium bereits früher eingeführt im Zusammenhang mit der im folgenden nun ausführlich zu begründenden Hypothese von einem gestaltlich und phylogenetisch frühesten Geburtsstadium der *Eutheria* beziehungsweise ihrer Vorfahren.

Damit ist meine Ansicht darüber bereits angedeutet, dass unsere rezenten *Eutheria*-Nesthocker in den wenigsten Fällen noch primäre, das heisst dem Ursprung der ersten viviparen Säuger nahestehende Geburtsverhältnisse realisieren dürften. Dies ergibt sich vor allem aus dem Vergleich ihrer Neonaten mit jenen der *Marsupialia*. Bei den Beutlern werden viel dürftiger organisierte Ontogenese-Stadien nach viel kürzerer Tragzeit geboren. Dazu tritt die Beobachtung, dass bei den *Eutheria* die Lidverwachsung und die übrigen transitorischen Verschlüsse im Verhältnis zum rezent realisierten Geburtszeitpunkt viel zu früh auftreten und vor allem die Feststellung, dass bis zur Bildung des Lidverschlusses in allen *Eutheria*-Gruppen ein in Grösse und Gesamtorganisation weithin übereinstimmendes Entwicklungsstadium verwirklicht wird; es überschreitet die Geburtsorganisation der *Marsupialia* und kann deshalb als auf früheren phylogenetischen Stufen extrauterin lebensfähig betrachtet werden. Über stammesgeschichtlich früheste, vor den Geburtsverhältnissen der primitivsten rezenten *Eutheria* liegende Anfänge geben uns sodann die oviparen *Monotremata* und die Schlüpfstadien der Vögel Aufschluss, da wir uns die phylogenetische Veränderung der *Eutheria*- und *Marsupialia*-O-Typen wohl analog jener der Vögel vorzustellen

haben (MÜLLER, 1969 *a*). Von noch reptilnahen oviparen Nestflüchtern mit langen führte der Weg zu oviparen Formen mit kurzen Brutzeiten und gestaltlich immer dürftiger organisierten Nesthockern etwa von der Art der *Marsupialia*-Neonaten. Für den Anschluss primitivster viviparer an ovipare Nesthocker ergibt ein Vergleich rezenter Brut- und Tragdauern Start-Tragzeiten von 10/12 Tagen. Die immer wieder erwähnte Ähnlichkeit der *Eutheria*-Ontogenesen mit jenen der *Marsupialia* wird im weiteren durch vergleichbare Geschwindigkeitsverhältnisse auffallend. Bei den Beutlern wird sofort nach Geburt die Entwicklung mehr oder

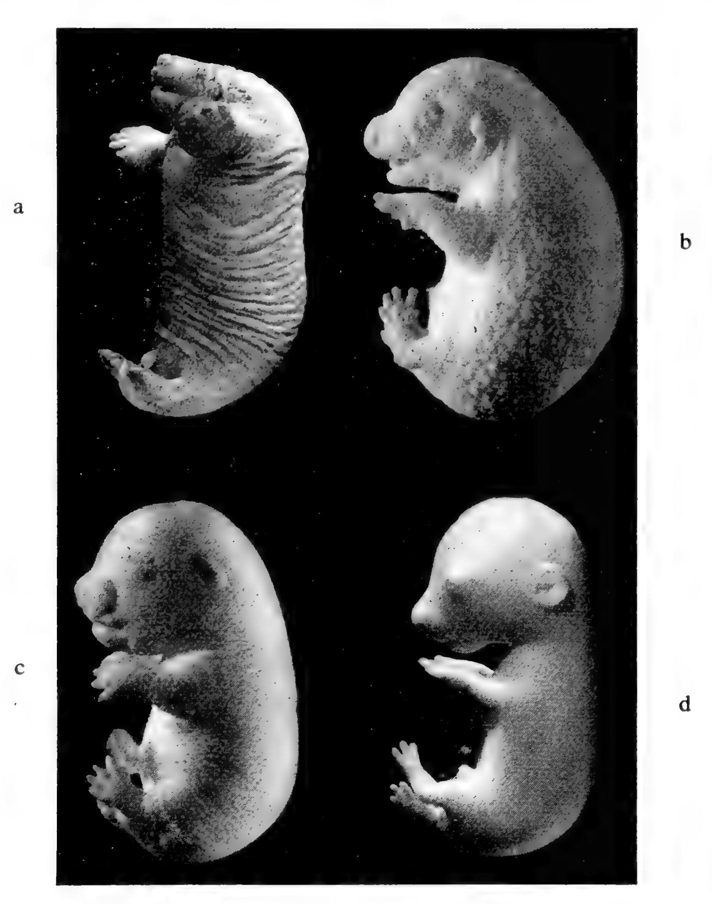
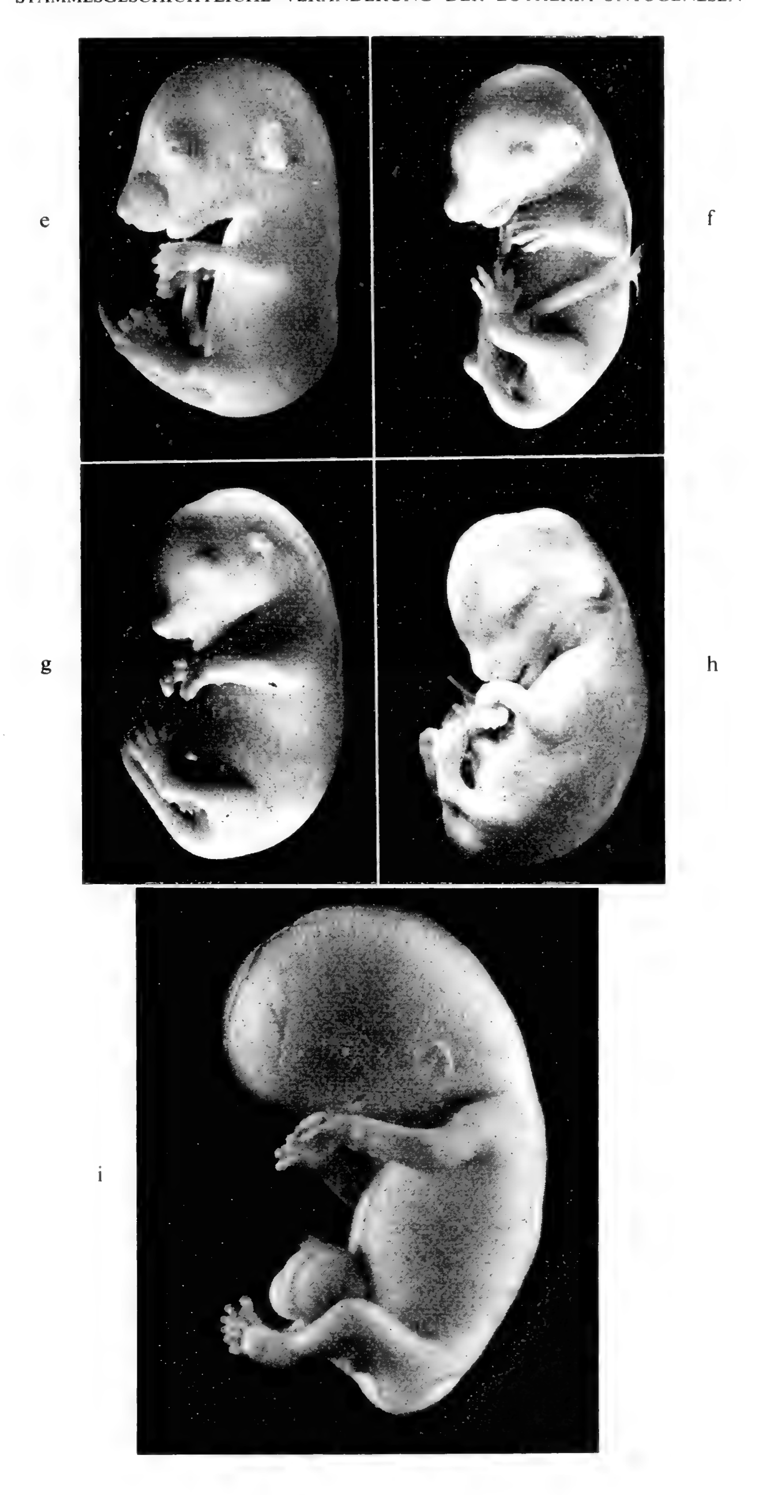


ABB. 1.

Lidverschluss (VF)-Stadien der *Eutheria*.

a : Talpa europaea (Neonatus, VF leicht überschritten, 33 mm); *b : Erinaceus europaeus* 16/18 ET (23 mm); *c : Mesocricetus auratus* 13¼ ET (16 mm); *d : Cavia cobaya* 23 ET (26 mm); *e : Acomys cahirinus* 23½ ET (17 mm); *f : Tupaia javanica* (24 mm); *g : Sciurus vulgaris* (23 mm); *h : Lepus europaeus* (24 mm); *i : Homo sapiens* 33 mm (Nr. 42 *b*, Anatomie Basel). *Homo sapiens* ausgenommen, sind alle Feten auf gleiche Länge gebracht. Einige der VF-Stadien zeigen eben geschlossene Lider; im Falle der übrigen: *b*, *d*, *e*, *g*, *i* findet sich noch eine kleinste zentrale Öffnung in der fast vollendeten Verwachsungsnaht. Die Ohrmuschel ist meist nach rostral umgelegt und mit der Kopfhaut verwachsen.


e
f
g
h
i

weniger verlangsamt; auch bei den *Eutheria* kann in VF, dem Zeitpunkt der hypothetisch angenommenen Vorfahrengeburt, eine Geschwindigkeitsänderung stattfinden. Sie ist indessen bei den rasch sich entwickelnden primitiven Formen nicht so ausgeprägt (Wir werden im 2. Teil auf diese Zeitverhältnisse ausführlich eingehen).

Bei der näheren Begründung der Hypothese von einem Geburtsstadium von *Eutheria*-Vorfahren haben wir somit einen zeitlichen sowie einen gestaltlichen Aspekt der Ontogenesen zu prüfen.

Abbildung 1 gibt einen Teil der bearbeiteten VF-Stadien wieder. Die Übereinstimmung im Habitus ist eine auffallende: ausser durch Lid- und Ohrverschluss sind die Feten charakterisiert durch einen mehr oder weniger rechtwinklig vom Rumpf abstehenden Kopf (*g*, *h* sind nicht optimal fixiert), durch getrennte Finger und Zehen und durch am Oberkiefer in Erscheinung tretende Vibrissen-Anlagen.

1. *Zum zeitlichen Aspekt von Stadium VF*

Die Begründung der Hypothese von Stadium VF als einem phylogenetisch frühen Geburtsstadium von *Proto-Eutheria* ist ohne Berücksichtigung der Ontogenese-Zeitpläne unvollständig. Obwohl Fragen der Entwicklungszeit und -geschwindigkeit im Teil 2 ausführlich zur Sprache kommen, muss ich deshalb für VF einige Aussagen kurz vorwegnehmen.

Wir gliedern in Tabelle 5 die vorgeburtliche Zeit von *Mesocricetus auratus*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, *Erinaceus europaeus* und *Oryctolagus cuniculus* in drei Perioden. Die erste umfasst die Entwicklungsdauer bis zur beginnenden Entodermbildung; der zweite Entwicklungsabschnitt ist dann abgeschlossen, wenn der Lidverschluss realisiert ist; Periode 3 dauert bis Eu-NH, dem Geburtsstadium und -zeitpunkt von *Mesocricetus*, *Rattus* und *Erinaceus*. Wir lesen für die Fälle 1—4:

- Periode 1 ist veränderbar. Vielleicht hängt die stark verkürzte Entwicklungszeit bei *Mesocricetus auratus* mit dem Vorkommen von ungewöhnlich viel Dottermaterial zusammen. Es sei daran erinnert, dass zeitliche Übereinstimmung mit der Entwicklung der ebenfalls sehr dotterreichen *Didelphis*-Eizelle *(Marsupialia)* vorliegt (Graves, 1945). Möglicherweise ist eine gewisse Dotterreserve zum Erreichen einer maximalen Geschwindigkeit so lange notwendig, bis die Implantation des Keimes andere Nahrungsreserven erschliesst.
- Auch Periode 3 ist veränderbar, obwohl der zu realisierende Gestaltfortschritt derselbe ist. Besonders auffällig ist die Ausdehnung dieses Entwicklungsabschnittes bei *Erinaceus europaeus*. Dieser Geschwindigkeitsumschlag zu einer Verlangsamung der Differenzierungsprozesse erinnert an die Verhältnisse bei den Beutlern, wo bei allen Formen eine sehr auffallende postnatale Retardierung der Entwicklungsprozesse zu beobachten ist.

TABELLE 5

Zeitliche Aspekte des Stadiums VF

	Periode 1	Periode 2	Stadium VF	Periode 3	Stadium EU-NH
1 *Mesocricetus auratus*	4	9¼	13¼	2¾	16
2 *Mus musculus*	4½	10	14½	<4½	<19
3 *Rattus norvegicus*	6	11½	17½	3½	21
4 *Erinaceus europaeus*	6	11	17	17	34
5 *Oryctalogus cuniculus*	4½	14½ 16½	19 21	6	25

Autorenhinweise :

Periode 1: Entwicklungsdauer bis zur Entodermbildung:
Wert für 1 n. GRAVES (1945), für 2 n. WITSCHI (1962), n. WESSEL (1967) dauert diese Periode fast 5 Tage, für 3 n. SELENKA (zit. n. SCOTT, 1937), n. GRAVES (1945) 5½ Tage dauernd, für 5 n. SEIDEL (1960) Wert für 4 = n. OESCHGER (in Vorber.) ermittelte Implantationszeit.

Die übrigen Zeitangaben entnahm ich:
Für 1 BOYER (1953), für 2 OTIS und BRENT (1954), WITSCHI (1962), für 3 HENNEBERG (1937), MARTIN (1963), WITSCHI (1962), für 5 MINOT und *al.* (1905), WATERMAN (1943).

— Periode 2 hingegen zeichnet sich durch ziemlich übereinstimmende Dauer aus; sie scheint eine gewisse durch erbliche Konstanz ausgezeichnete Wichtigkeit zu haben, findet sie sich doch auch bei einer Reihe höher evoluierter Formen lediglich um einen bestimmten Faktor multipliziert wieder; er beträgt etwa 1½ bei *Oryctolagus*, etwa 2 bei *Cavia cobaya*. Teil 2 und 3 werden weitere Beispiele aufführen.

Die vorgelegten Zeitpläne zeigen 1. dass VF einen wichtigen Umschlagspunkt darstellt, indem nach Periode 2 eine Retardierung der Entwicklungsprozesse auftreten kann, wie sie bei Beutlern *(Didelphis virginiana)* zu beobachten ist. 2. Die Zeitdauer zur Erreichung von VF ist den bei primitiven *Marsupialia* gefundenen Tragdauern ähnlich, wo sich kürzeste Tragzeiten von 11 und 12¾ Tagen finden. Da unser Stadium VF gestaltlich etwas weiter entwickelt ist als die Beutler-Neonaten, können die leicht höheren Werte trotzdem als Start-Tragzeiten von *Proto-Eutheria* interpretiert werden. Für einen Vergleich mit den *Marsupialia* liegt in *Mesocricetus auratus* ein denkbar günstiger Fall vor, da er mit *Didelphis virginiana* übereinstimmende Entwicklungsgeschwindigkeit aufweist (MÜLLER, 1967). *Mesocricetus* erreicht VF mit 13¼ ET, *Didelphis* wird nach 12¾ Tagen geboren. *Mus musculus* braucht zur Realisierung von VF 14½, *Rattus norvegicus*

17½ Tage. Auch diese Werte dürften den Tragdauern der Neonaten primitiver *Eutheria*-Vorfahren noch recht nahe sein.

2. *Die transitorischen Verschlüsse*

Der Hypothese von einem gegenüber den Neonaten rezenter *Eutheria* dürftiger organisierten und früher zur Welt kommenden Geburtsstadium von *Proto-Eutheria* liegen vor allem Beobachtungen über jene transitorischen Verschlüsse zugrunde, welche geburtsvorbereitenden Charakter haben. Es gehören zu ihnen die Lippenverwachsung sowie Lid- und Ohrverschluss, Bildungen, die nur bei den *Mammalia* vorkommen. Im Kehlkopf und in der Nase finden sich transitorische Verwachsungen, die *Eutheria* und *Sauropsida* gemeinsam sind. Die Öffnung der Epithelplatte im Larynx der *Eutheria* scheint eine deutliche Beziehung zu einer phylogenetisch früheren Geburt anzuzeigen; dem Nasenpfropf dürfte eine direkte Relation zum Säuger-Ontogenese-Typus kaum zuzusprechen sein.

a. *Der Nasenverschluss*

Seine Entstehung erfolgt im Anschluss an die Verwachsung der Riechrinne und steht damit in Zusammenhang mit der Genese des primären Gaumens. Bei den *Sauropsida* wird n. Glücksmann (1934) die Rinne so verlegt, dass eine Verbindung zwischen Nasen- und Mundraum offenbleibt (primäre Choane); bei den *Eutheria* hingegen ist die Verwachsung eine vollständige, und es wird auf diese Weise die Stelle der künftigen Choane durch eine Membrana bucconasalis verschlossen. In beiden Gruppen bildet sich anschliessend vom Verschlussepithel aus der Nasenpfropf, der die äusseren Nasenöffnungen vorübergehend verstopft. Den der Reptilschicht noch nahestehenden *Marsupialia* fehlt diese Verwachsung. Tabelle 6 fasst die Fakten kurz zusammen.

Tabelle 6

Genese des primären Gaumens und Entstehung des Nasenpfropfs

Sauropsida	Marsupialia	Eutheria
Mittlerer Abschnitt der Riechrinne wird verschlossen	Mittlerer Abschnitt der Riechrinne wird verschlossen	Mittlerer und caudaler Abschnitt der Riechrinne wird verschlossen
Vom Verschlussgewebe aus entsteht Nasenpfropf	Es wird kein Nasenpfropf gebildet	Vom Verschlussgewebe aus entsteht Nasenpfropf
Primäre Choane offen	Primäre Choane offen	Primäre Choane anfänglich geschlossen durch die Membrana bucconasalis

PETER (1906) hat nun seinerzeit die Auffassung geäussert, der Nasenverschluss müsse die Luftwege vor eindringendem Fruchtwasser schützen. Wenn das richtig wäre, müsste auch bei den *Marsupialia* der Pfropf ausgebildet und unmittelbar vor Geburt wieder abgebaut werden. Bei den *Eutheria* stellen wir fest, dass der Verschluss irgendeinmal während der Ontogenese zurückgebildet wird, damit die Luftwege bei Geburt zugänglich sind. Der Abbau kann dabei je später geschehen, je länger der intrauterine Aufenthalt geworden ist. Bei *Sus scrofa*, *Bos taurus*, *Pan troglodytes*, *Macaca mulatta* u.a. geschieht seine Entfernung nach dem Erreichen der Gestaltorganisation Eu-NH. Eine funktionelle Bedeutung scheint nicht vorzuliegen. Schon WEBER (1949) hat deshalb die Ansicht von PETER (1906) kritisiert.

So lässt sich sagen: die Entstehung des Nasenpfropfes im Zusammenhang mit der Bildung des primären Gaumens, sein Vorkommen bei den *Sauropsida* und sein Fehlen bei den *Marsupialia* sprechen gegen eine direkte Zuordnung dieses transitorischen Verschlusses zum O-Typus der *Mammalia*.

b. *Die transitorische Kehlkopfverklebung*

Eine wenig beachtete und bisher vor allem an menschlichen Feten studierte transitorische Verwachsung findet sich im Kehlkopf der *Eutheria*. Sie wird von KALLIUS (1897) mit jener der Augenlider verglichen, obwohl er eingesteht, dass ihm ihre Bedeutung nicht klar sei. Eine funktionelle Beziehung scheint ihm deshalb nicht vorzuliegen, weil beim Menschen, den er untersucht, der Verschluss der sogenannten sagittalen Spalte kein vollständiger sei KALLIUS stellt für alle bearbeiteten Stadien (28/29 ET, 40/42 ET, 10 Wo) fest, dass zwischen Rachen und Trachea eine Verbindung offen bleibe. FEIN (1904) kann diese Beobachtung nicht bestätigen und beschreibt für tierische und menschliche Embryonen eine die Sagittalspalte vollständig schliessende Verklebung. Er vermutet einen physiologisch bedeutungsvollen Sachverhalt, distanziert sich jedoch von einer definitiven Stellungnahme. Möglicherweise ergibt sich eine Deutung wenigstens der Lösungssituation in unserm Zusammenhang mit der Hypothese von einer stammesgeschichtlich früheren Geburt in VF.

Es handelt sich bei der in der Ontogenese früh zu beobachtenden Erscheinung um einen Verschluss der zwischen den Arywülsten liegenden sagittalen Spalte (Abb. 2 *a*). Durch ihn wird der Zugang zur kurz vorher vom Ösophagus abgegliederten Trachea zeitweilig blockiert. Caudal der Epiglottis bleibt die sogenannte transversale Spalte offen; über sie kann bei Lösung der Verklebung in Zone 2 und 4 (Abb. 2 *b*) die Verbindung zwischen Pharynx und Trachea wieder aufgenommen werden (Tab. 7). In andern Fällen scheint der Durchbruch zum Pharynx im Bereich 1 und direkt über die sagittale Spalte zu erfolgen.

Die Lösung geschieht ähnlich wie bei *Reptilia* und *Aves* (n. EIGENMANN, 1962): es treten zuerst kleine Dehiszenzen auf, die sich allmählich zu ausgedehnten

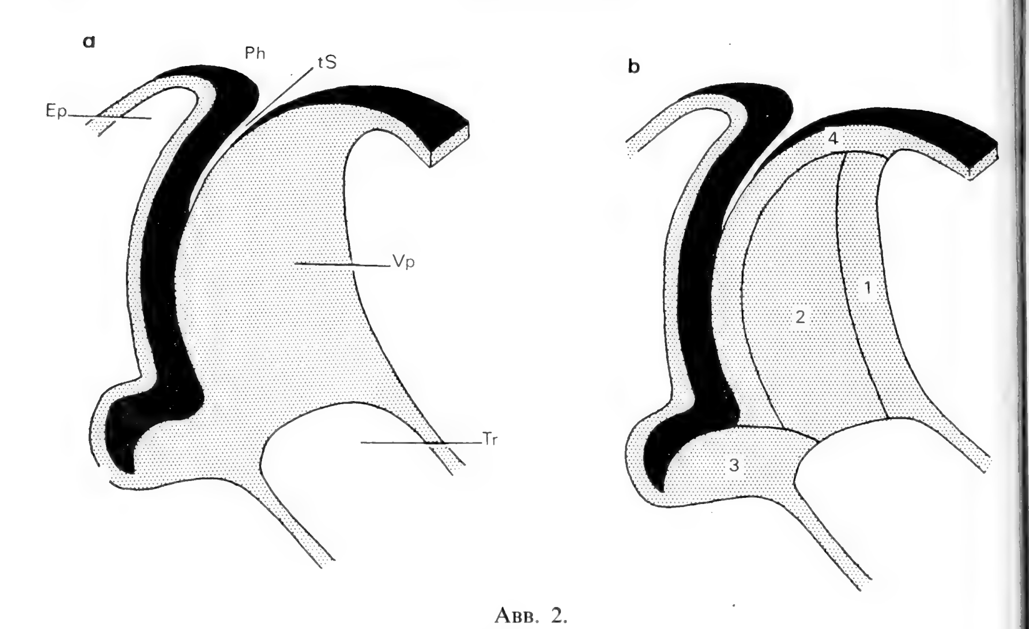


ABB. 2.

Verwachsungsplatte des Kehlkopfs.
a: Bei *Mus musculus* von 9 mm SST und n. OTIS (1954) 12½/13 ET liegt die Verwachsung intakt vor. Sie besteht aus einer flachen Epithelplatte (Vp), die zwischen den Arytenoiden liegt und die sagittale Kehlkopfspalte vorübergehend schliesst. Die transversale, caudal der Epiglottis (Ep) liegende Spalte (tS) wird von der Verwachsung nicht betroffen. Der Pharynx-(Ph) wird vom Trachearaum (Tr) getrennt. *b:* Zonen der Epithelplatte: 1 caudale, 2 mediale, 3 ventrale Zone, 4 Randzone.

Spalträumen vereinigen. Am frühesten wird die caudale Zone von der Trachea her geöffnet. Nur wenig später erfolgt bei den in Tabelle 7 aufgeführten *Eutheria* die Lösung des medialen Bereichs, der grossteils die Zone der Arytenoide umfasst. Am längsten bleiben das dorsale Randgebiet und die ventrale Verklebung erhalten. Die Öffnung scheint sich innerhalb einer kurzen Zeitspanne abzuspielen: Bei *Acomys cahirinus* zum Beispiel ist die sagittale Spalte bei Stadien von 21½ ET noch vollständig geschlossen; bei Feten von 23½ ET ist ihre nahezu vollzogene Öffnung festzustellen (Abb. 4 *a*). Abb. 3 dokumentiert die in einem der Lidverschluss-Stadien von *Mesocricetus auratus* vorliegende Situation; für weitere *Eutheria*-VF-Stadien finden sich Angaben mit Hinweisen auf die Sukzession verschiedener Lösungsbereiche in Tabelle 7. Eine Verbindung zwischen Trachea und Pharynx besteht bei *Cavia cobaya* (Abb. 4 *d*), *Talpa europaea*, *Tenrec ecaudatus*, *Felis domestica*, *Bos taurus* und *Homo sapiens* (Abb. 4 *b*). Die Eröffnung der sagittalen Spalte in VF oder kurz nachher könnte als weiteres Indiz dafür sprechen, dass Stadium VF zu extrauterinem Leben mit der Notwendigkeit einer Luftatmung fähig war. Auch in Fällen mit stark verlängerter Tragzeit wie *Cavia cobaya*, *Felis domestica* und vorab *Homo sapiens* findet keine Verspätung der Öffnung statt.

TABELLE 7

Zustand der Kehlkopfverwachsung in Stadium VF

	Verbindung zum Pharynx	Caudale Zone	Mediale Zone	Rand-Zone	Ventrale Zone
Mus musculus 14½ ET, 3 Fälle	Fast offen	1	2	3	3
Mesocricetus auratus 13¾ ET, 6 Fälle	Fehlt noch	1	2	3	3
Rattus norvegicus 17½ ET, 4 Fälle	Fehlt noch	1	2	3	3
Acomys cahirinus 23½ ET, 3 Fälle	Durchbruch zur Transversalspalte fast vollzogen	1	2	3	3
Cavia cobaya 32 ET, 5 Fälle	Offen				3
Lepus europaeus 1 Fall	Fehlt noch	1			
Erinaceus europaeus 17½ ET, 1 Fall	Fehlt noch	1			
Talpa europaea 22 mm, 2 Fälle	Durchbruch zur Transversalspalte			3	3
Tenrec ecaudatus 22½ mm, 1 Fall	Durchbruch zur Transversalspalte				
Myotis myotis leicht nach Lidverschluss, 1 Fall	Durchbruch zur Transversalspalte				
Felis domestica 42 mm, 1 Fall	Durchbruch zur Transversalspalte				
Bos taurus 61 mm, 1 Fall	Durchbruch zur Transversalspalte			3	3
Microcebus murinus 15 mm, 1 Fall	Fehlt noch		1		
Tarsius spectrum leicht vor VF	Vorhanden				
Nycticebus coucang leicht nach VF	Vorhanden			3	
Callithrix jacchus leicht nach VF	Vorhanden				
Homo sapiens 33 mm	Vorhanden	1	2	2	3

Die Bezeichnung der Sukzession geschieht nicht nach dem Auftreten einzelner Dehiszenzen, sondern nach wirklich schon freien Stellen. Bei Einzelstadien von fortgeschrittenem Entwicklungszustand wird die noch stehengebliebene Region mit 3 bezeichnet, bei solchen von erst geringfügiger Öffnung die eben sich öffnende Stelle mit 1.

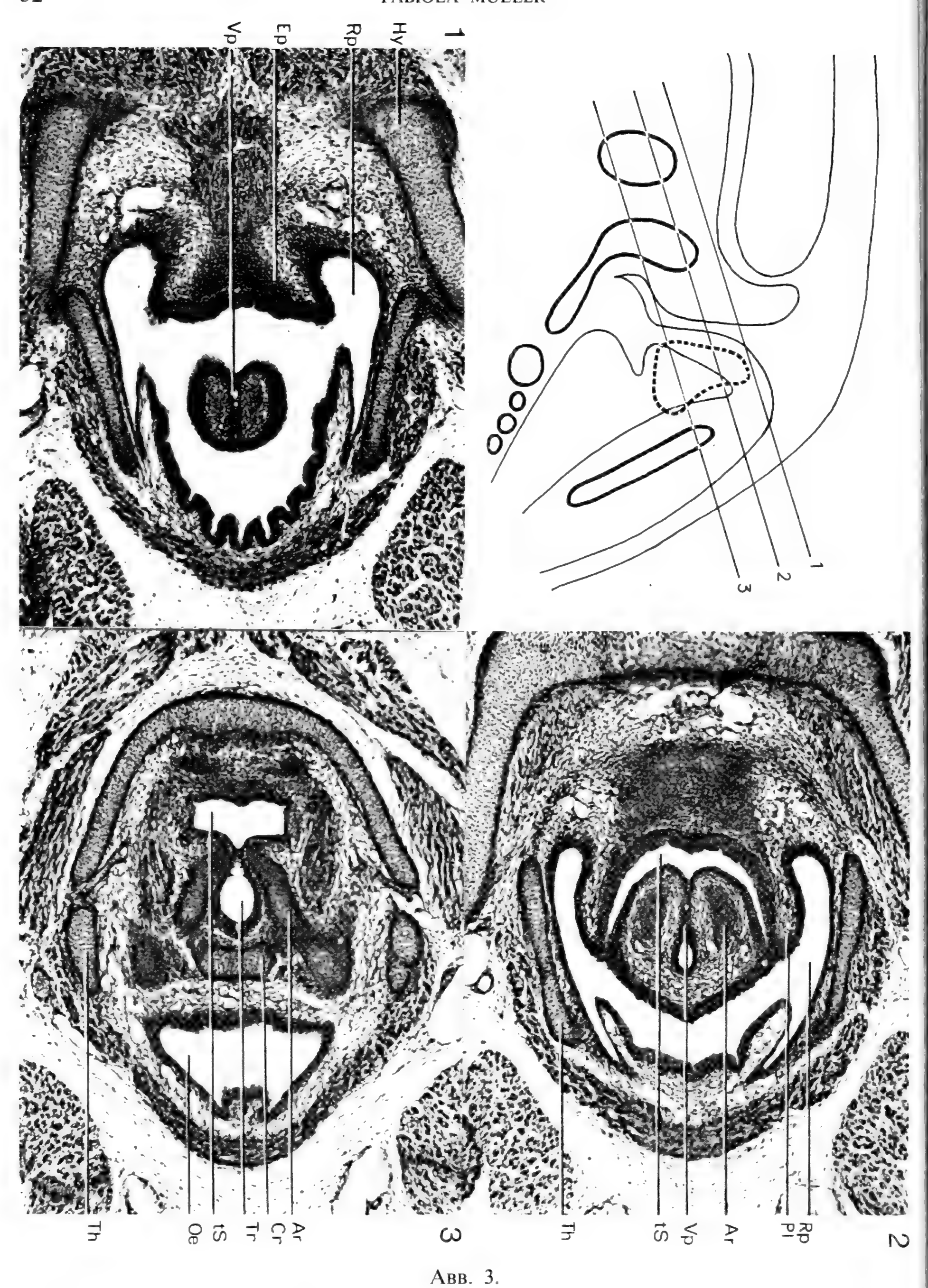


ABB. 3.

Kehlkopfverwachsung der *Eutheria*: *Mesocricetus auratus* 13¼ ET. 1—3 sind Horizontalschnitte in der im Schema angegebenen Richtung. Die Verwachsungsplatte zeigt deutliche Dehiszenzen. Ar: Anlage der Cartilago arytenoidea, Cr: der Cart. cricoidea, Ep: Epiglottis, Hy: Hyoid, Oe: Oesophagus, Pl: Plica aryepiglottica, Rp: Recessus piriformis, Th: Cart. thyroidea, Tr: Trachea, tS: transversale Spalte, Vp: Verwachsungsplatte.

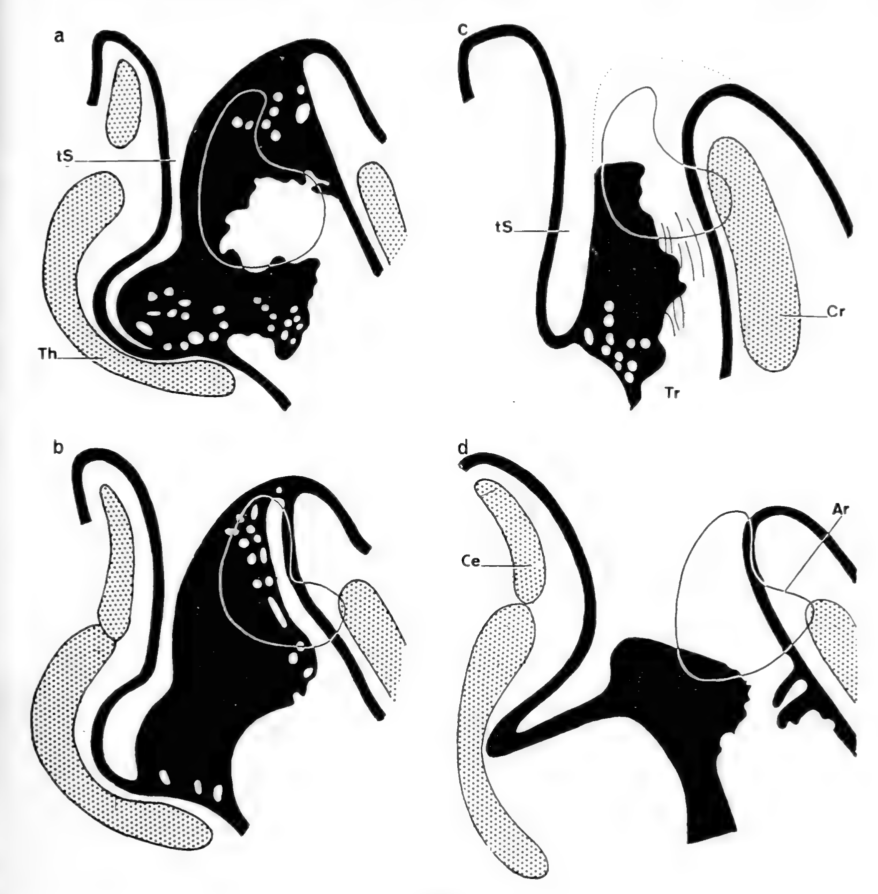


ABB. 4.

Zustand der Larynxverklebung bei Lidverschluss.
Fortgeschrittene Lösung bei *Acomys cahirinus* (*a*), dorsad vorstossender Öffnungsbereich bei *Rattus norvegicus* (*b*), bereits erfolgter Durchbruch bei *Homo sapiens* von 33 mm (*c*) und bei Cavia cobaya (*d*).
Der seitlich liegende Aryknorpel ist wie im Schema der Abbildung 3 in den medialen Sagittalschnitt projiziert.

Verstärkt wird dieser Indizcharakter durch den Umstand, dass Zuordnung des Öffnungszeitpunktes und Gesamtsituation in den drei Säugergruppen je verschieden ist und dass also weniger die Korrelation zu bestimmten Differenzierungsprozessen als die Ausrichtung auf je frühere oder spätere Geburt der Stammformen eine Rolle spielen dürfte. Relativ früh verschwindet die Verklebung bei *Tachyglossus aculeatus*, wo nach GOEPPERT (1897) bei den praenatalen Stadien 42/44 medial verwachsene Arywülste vorhanden sind und in den für den Schlüpfzustand repräsentativen Schnittbildern des Stadiums 46 die sagittale Spalte vollständig eröffnet erscheint. Der Gesamtzustand beim Schlüpfen ist dürftiger als jener der VF-Stadien (MÜLLER, 1969 *a*).

Die *Marsupialia*-Neonaten sind ähnlich primitiv organisiert wie jene de *Monotremata*. Auch hier ist die Glottisspalte offen. Letzte Anzeichen eine stattgehabten Verklebung konnte ich nicht erkennen. Belege für eine praenata verschlossene sagittale Spalte fand ich auch in der Literatur noch nicht; selbst be McCRADY (1938) findet die immerhin auffallende Erscheinung keine Erwähnung

c. *Die Lippenverwachsung*

Unter Lippenverwachsung ist die bei allen Beutlern und bei einer Anzah von *Eutheria* auftretende aus Integumentmaterial bestehende Verbindung zwischer Ober- und Unterlippe zu verstehen. Sie wird im Verlaufe der Ontogenese wieder abgebaut und steht bei den rezenten Formen meist nicht mehr in Beziehung zur Wangenbildung. Eine zur Entstehung von Wangen führende Verwachsung beschreibt STARCK (1940) für *Manis javanica*. Aus seinen Angaben geht hervor, dass die Epithelbrücke ausser den Wangen während der frühen Ontogenese auch die Lippen verbindet; es bleibt aber im Unterschied zu der unten besprochenen Lippenverwachsung nach der Lösung im rostralen Bezirk die Verbindung im Wangenbereich während längerer Zeit vorhanden.

Das von STARCK (1940) beschriebene *Manis*-Stadium von 52 mm SST weist eine lediglich rostral etwas gelöste Epithelverbindung zwischen Ober- und Unterlippe auf. Ein Stadium von 55 mm SST zeigt noch immer ein fast völlig intaktes Verwachsungsgewebe, obwohl nach weiteren Angaben von STARCK (1941) *M. javanica* Eu-NH erreicht hat (das sekundäre Kiefergelenk ist vorhanden, Ossifikation in Ala temporalis, im Supra- und Basioccipitale und im Basisphenoid aufgetreten). Damit liegt eine Organisation vor, bei welcher andere *Eutheria* die Lippenverwachsung in Trennung zeigen. STARCK äussert die Ansicht, der bei diesem *Manis*-Stadium vorhandene epitheliale Verschluss stelle die Vorstufe definitiver Wangen dar. Nach Angaben von TIMS (1907) scheint es eher, dass die recht ausgedehnte Verwachsung nicht ersetzt wird, sondern als solche bestehenbleibe; sie ist nämlich noch völlig intakt bei einem Jungen von 61 mm Kopflänge. Nach LANG (1956) misst der Kopf eines Neonaten von *M. temminckii* 45 mm. Es dürfte sich bei dem von TIMS erwähnten Fall also um ein postnatales Stadium handeln. Damit könnte eventuell nicht allein eine noch ontogenetische, sondern eine phylogenetische Vorstufe definitiver Wangen vorliegen und dieses rezente Beispiel eindrücklich dokumentieren, dass der Verwachsung während der frühen Stammesgeschichte der *Mammalia* zwei Funktionen zukamen: Neben der Schonung des in Entstehung befindlichen sekundären Kiefergelenks ausserdem die erste Verengung der noch reptilähnlichen grossen Mundspalte und die Beteiligung an der Entstehung von Wangen

Meine Angaben zur Lippenverwachsung der *Eutheria* stützen sich zum Teil auf eigene Materialstudien, zum Teil auf Literaturangaben. Ausser den mehr zufällig gegebenen Hinweisen verschiedener Autoren existiert eine Arbeit von WACHNITZ (1937), welche die Situation bei *Bos taurus* und *Ovis aries* kurz umreisst; zu jener von *Cervus capreolus* und *Sus scrofa* finden sich Angaben bei SAKURAI (1906); übersichtsmässig orientiert BOLK (1911).

Die Verwachsung erfolgt etwas vor dem Lid- und Ohrverschluss zu dem Zeitpunkt, da der sekundäre Gaumen entstanden und das Malleus-Incus-Gelenk (aber noch ohne Gelenkspalte) ausgebildet ist, die Genese des sekundären Kierfergelenks jedoch noch aussteht. Tabelle 10 belegt ihr Vorkommen für *Mus musculus*, *Erinaceus europaeus*, *Talpa europaea*, *Tenrec ecaudatus*, *Sciurus vulgaris*, *Lepus europaeus*, *Felis domestica*. Bei höheren Säugern existiert ausser bei *Sus scrofa*, *Ovis aries* und *Bos taurus* eine derartige Bildung auch bei *Equus caballus*.

Die Verbindung von Ober- und Unterlippe ist bei den untersuchten *Eutheria* in Stadium VF also vorhanden. Die Bedeutung dieses Umstandes erkennen wir, wenn wir die Geburtssituation der Beutler betrachten. Hier entsteht die Lippenverwachsung unmittelbar vor Geburt, sodass beim Neonaten gegenüber dem Uterusjungen mit n. OWEN (i. LECHE, 1889) noch weit geöffnetem Mund jetzt lediglich noch eine kreisförmige Öffnung vorhanden bleibt (Abb. 5). Der zur Welt kommende Beutler ist eben noch imstande, mit seinen Lippen die mütterliche Zitze zu umfassen (Abb. 6 *a*). Ein Schliessen des Mundes, d.h. eine Kieferbewegung, ist nach den Beobachtungen von HENSEL (1887 zit. n. LECHE, 1889) an *Didelphis* nicht möglich. Die Verhältnisse dieser primitiven Säugergruppe scheinen erkennen zu lassen, dass die Lippenverwachsung jene Ruheperiode zu garantieren imstande ist, die für die postnatal einsetzende Genese des SKG notwendig wird (MÜLLER, 1968 *a*). Es liegt nun beim Vergleich der VF-Stadien der *Eutheria* mit den *Marsupialia*-Neonaten die Vermutung nahe, es sei die

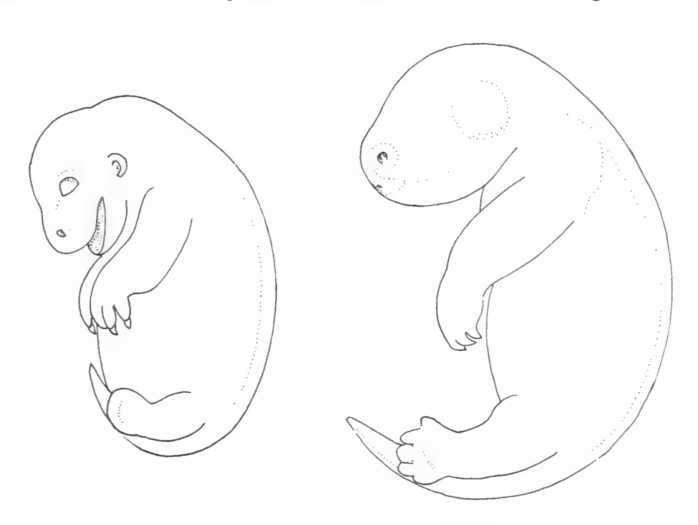


ABB. 5.

Lippenverschluss der *Marsupialia*: *Didelphis virginiana*.
Am 12. ET zeichnet sich *Didelphis virginiana* durch eine noch weite Mundspalte aus. Einen Tag später wird der Keim mit so stark verwachsenen Lippen geboren, dass nur eine kleine endständige Öffnung zur Aufnahme der Zitze von ihr übrigbleibt (n. Mc CRADY, 1938).

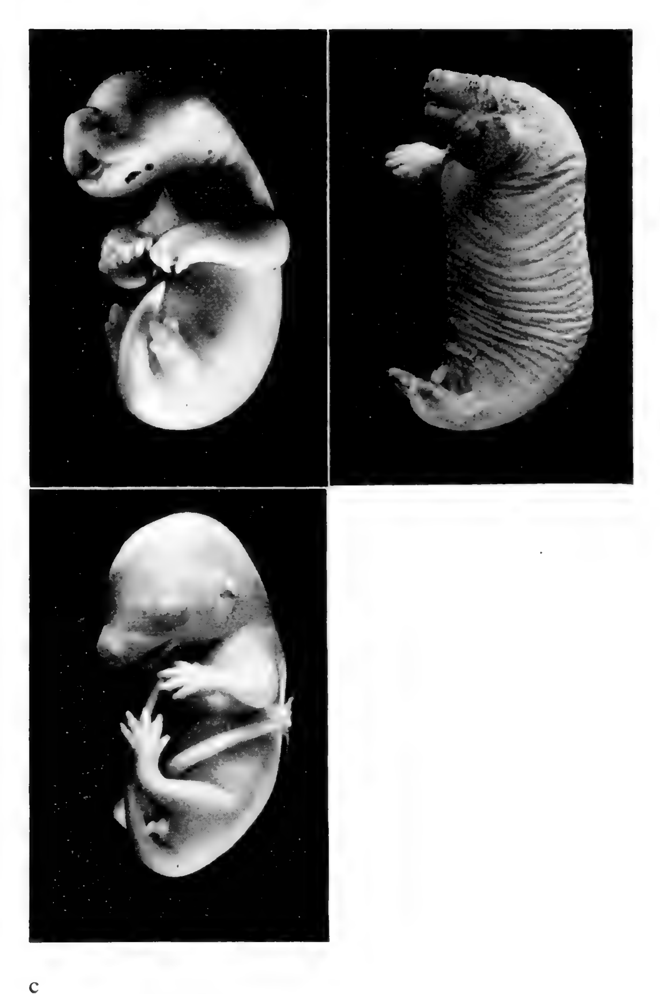


Abb. 6.

Lippenverwachsung der *Eutheria*.
Die Lippenverwachsung der *Eutheria* (*b*, *Talpa europaea*) entsteht auf einem etwas fortgeschritteneren Embryonalstadium als jene der *Marsupialia* (*a Macropus rufus*). Die so entstehende kleine Mundöffnung hebt sich auffällig von der Mundspalte des VF-Stadiums von *Tupaia javanica* (*c*) ab, welcher ein transitorischer Lippenverschluss fehlt.

Bildung auch hier auf ein stammesgeschichtlich früheres Geburtsstadium hingeordnet gewesen und auf einen Geburtszeitpunkt, der kurz nach seiner Entstehung erfolgt sein konnte. Ähnlich wie dies bei den neugeborenen Beutlern heute noch der Fall ist, hätte auch bei derartigen Vorfahren-Neonaten die Verwachsung ein Öffnen und Schliessen des Mundes zur Schonung der sich entwickelnden Kiefergelenke verunmöglicht.

d. *Der Lidverschluss*

Die Lidverwachsung ist unter den transitorischen Bildungen jene, deren funktionelle Bedeutung wohl am deutlichsten zu erkennen ist. Sie muss die noch recht unfertigen Augen beim Wechsel vom feuchten Uterus- ins trockene Aussenmilieu vor dem Austrocknen schützen. Bei Säugern, die mit relativ differenziertem Hirn und Auge, d.h. als Nestflüchter zur Welt kommen, ist ein Verschluss überflüssig geworden. Er scheint n. Angaben von BROMAN (i. PÜTTER, 1910) jedoch nur innerhalb der *Sirenia* nicht mehr ausgebildet zu werden. Bei den übrigen, auch den höchst evoluierten *Eutheria*, entsteht er noch immer. Es liegt damit eine Rekapitulation vor, die von PORTMANN zum erstenmal erkannt und ausgewertet wurde. Was hier dank eines umfassenderen Materials und mancher Literaturangaben neu festgestellt werden kann ist vor allem dies, dass der Verschluss seine ursprüngliche Lage im Ontogeneseplan beibehalten und sich hinsichtlich seines Entwicklungszeitpunktes keiner stammesgeschichtlich je späteren Geburt angepasst hat und deshalb je differenzierteren Ontogenese-Stadien zugeordnet wäre. Das Lidverschluss-Stadium entsteht relativ früh (Tab. 5) und weist, unabhängig von der rezenten Geburtssituation, in verschiedensten systematischen Gruppen eine vergleichbare innere Organisation auf (Tab. 9). Vom Zeitpunkt der Verwachsung bis zum Eintritt der rezenten Geburt verstreichen bei *Mesocricetus auratus* 2¾, bei *Mus musculus* 4½, bei *Erinaceus europaeus* 17 und bei *Felis domestica* 32—34 Tage.

Die Bedeutung der frühen Genese dieser transitorischen Bildung kann auch hier von der *Marsupialia*-Geburtssituation her erkannt werden. Bei *Didelphis virginiana*, *Trichosurus vulpecula*, *Macropus griseus* u.a. entsteht der Verschluss nicht einige Zeit, sondern unmittelbar vor Geburt. Es gibt sogar Beutler *(Marmosa, Dasyurus, Antechinus)*, bei denen er nach der Geburt gebildet wird. Hier wachsen die Lider nämlich erst postnatal so weit über das Auge, dass ihre Ränder zur Ausbildung der epithelialen Lidmauer fähig sind. Bei diesen recht primitiven Formen mit noch fehlendem Lidverschluss wird das Auge bis zu dessen Ausbildung lediglich durch einen peridermalen Überzug vor dem Austrocknen geschützt (Abb. 11 *a*). Es wird daraus ersichtlich, dass die Verwachsung der *Eutheria* unter Umständen nicht nur auf ein frühest, sondern nur auf ein frühes mögliches bei *Eutheria*-Vorfahren realisiertes Neonaten-Stadium hinweist. Vielleicht muss auch für die primitivsten Neonaten von *Proto-Eutheria* die Möglichkeit gesehen werden, dass sie lediglich mit peridermalem Augenschutz zur Welt kamen; ein Lidverschluss in VF könnte dann wohl auf eine sehr frühe, nicht aber auf eine früheste Geburtssituation hinweisen. Doch müssen wir für einen derartigen hypothetischen Neonaten annehmen, dass er einen sekundären Gaumen und eine Epiglottis besass, die beim Laktieren den Luft- vom Milchweg trennen konnte, dass funktionsfähige Lungen und ein ausscheidungsfähiges Exkretionssystem vor-

lagen (S. 46). Ein derartiges Stadium liegt bei *Rattus norvegicus* mit etwa 17 ET vor, der Fetus mit verwachsenen Lider ist 17½ ET alt; es kann ein früherer als der durch Lidverschluss dokumentierte Geburtsstatus hier höchstens einen halben Tag zurückgelegen haben (ohne Berücksichtigung der Lungendifferenzierung).

Die aus Integumentmaterial bestehende Gewebebrücke zwischen Ober- und Unterlid entsteht also ohne Rücksicht auf abgewandelte Geburtsverhältnisse in Stadium VF; beim Menschen bei einer SST-Länge von 30/33 mm, bei *Nycticebus sp.* bei 29 mm, *Semnopithecus maurus* bei 26 mm, *Hylobates gibbon* bei 29 mm. Die Gestaltmerkmale dieser Stadien werden S.41 f besprochen.

e. *Der Ohrverschluss*

Der transitorische Ohrverschluss besteht aus allen jenen Integumentanteilen des Gehörgangs, die bei Entstehung des definitiven Meatuslumens abgestossen werden, sowie aus der Verwachsungszone der Pinna mit der Kopfhaut (Abb. 16) Während n. Portmann dem Verschlussgewebe des Meatus die auch dem Lidverschluss zukommende Aufgabe: Schutz vor dem Austrocknen im extrauterinen Milieu zugehört, sehe ich bezüglich der mit der Kopfhaut verwachsenen Ohrmuschel eine zweite Funktion. Es fällt nämlich auf, dass bei den *Marsupialia*-Neonaten sowie bei Stadium VF der Porus acusticus externus von der Pinna noch nicht völlig überwachsen ist. Zu einem Zeitpunkt also, wo der Wechsel vom feuchten Uterus ins trockene Aussenmilieu den Schutz des noch in Entwicklung befindlichen Ohres am notwendigsten macht, ist die dafür ebenfalls verantwortlich gesehene Ohrmuschel zu einer Schutzfunktion noch nicht imstande. Ich neige deshalb zur Ansicht, dass die embryonale Wuchsform der Pinna nicht allein dem Schutz des ohnehin geschlossenen Meatus acusticus zugeordnet ist, sondern dass durch das rostrale Umbiegen und die Verwachsung mit der Kopfhaut eine walzenförmige Gestalt geschaffen wird, die für stammesgeschichtlich frühe Geburtssituationen wichtig sein konnte. Bei *Eutheria* mit langer Tragzeit wird das Verwachsen mit der Kopfhaut zum Teil aufgegeben (Abb. 1 *a*).

3. *Zur Grösse von Stadium VF*

Gruppieren wir in Tabelle 8 und 9 die VF-Stadien der Vertreter verschiedenster systematischer Einheiten, so sehen wir, dass sich bei den Abkömmlingen der *Proto-Insectivora* Grössen von 30 mm und weniger finden. Die niedrigsten Werte entsprechen den Geburtslängen der *Marsupialia* mit 11—18 mm SST. Diese relativ übereinstimmenden VF-längen werden realisiert, obwohl für das Erreichen von VF recht verschieden lange Entwicklungszeiten zur Verfügung stehen: bei *Oryctolagus cuniculus* mit 28/30 mm 20 ET, bei *Cavia cobaya* mit 28 mm 32 ET und bei *Homo sapiens* mit 33 mm 50 ET. Das embryonale Wachstum des Menschen und von *Macaca mulatta* gehorcht dabei nach den Untersuchungen

TABELLE 8

Grösse von Stadium VF in mm SST

?EDIA			
s familiaris		39	SCHLIEMANN (1966)
s americanus		$> 35 < 48$	SCHULTZE (1914)
			TOLDT (1914)
domestica		~ 40	
IPEDIA (Gesamtlänge)			
a groenlandica		42	BROMAN (1910)
don		$> 29 < 58$	BROMAN (1909)
nychotes sp.		> 32	BROMAN (1909)
			FAWCETT (1917 *a*)
ddelli		~ 27	FAWCETT (1917 *a*)
CEA (Gesamtlänge)			
odon monoceros		≦ 64	KÜKENTHAL (1899)
hinus delphis		≦ 56	KÜKENTHAL (1899)
iocephala		≦ 85	SERGEANT (1962)
enoptera physalus		90	
aptera nodosa		≳ 58	KÜKENTHAL (1914)
ODACTYLA	Glm*	Kopf	
opotamus amph.		≦ 70	GRAY (1868)
crofa	35	60	CURGY (1965)
			HESS (1921)
taurus	44	60/70	CARLENS (1927)
			ADDISON (1921)
aries	30/40	60	HARRIS (1936)
us capreolus		~ 46	SAKURAI (1906)
IOSCIDEA			
has maximus		66	TOLDT (1914)
odonta africana		72	TOLDT (1914)
ACOIDEA			
rohyrax syriacus		≦ 48	FISCHER (1903)
avia capensis		$> 21 < 33$	WISLOCKI (1930)
			LINDAHL (1948)
nemon		$> 15 < 32$	URSING (1934)
SSODACTYLA	Glm*		
oceros africanus	≧ 33		BRAUER (1910 *a*)
us caballus	27/33		CARLENS (1929)
ARTHRA			
ypus hybridus		17	FAWCETT (1921)
ovemcinctus		17	
lypus tridactylus		29/30	URSING (1932)
			SCHNEIDER (1955)
riseus		$> 27 < 49$	
OMORPHA			
us europaeus		24	
Sylvilagus floridanus		28	SCHWARZ (1949)
Oryctolagus cuniculus		27/32	WATERMAN (1943)
RODENTIA			
Sciurus vulgaris		23	
Mesocricetus auratus		15	BOYER (1958)
Rattus norvegicus		20/21	HENNEBERG (1937)
Mus musculus		15	OTIS und al. (1954)
Acomys cahirinus		22	DIETERLEN (1963)
Cavia cobaya		22/24	HARMAN und al. (1931)
Erethizon dorsatus		26	STRUTHERS (1927)
INSECTIVORA			
Tenrec ecaudatus		22	ALTHAUS (1938)
Erinaceus europaeus		23	JAKOBFEUERBORN (1908)
Cryptotis parva		19	HAMILTON (1944)
Talpa europaea		22	
Elephantulus		$\sim 13 < 17$	KINDAHL (1941), ROUX (1946)
CHIROPTERA			
Rousettus leschenaulti		15	STARCK (1942)
Pteropus seminudus		15	STARCK (1952)
Miniopterus Schreibersi		< 17	FAWCETT i. HENCKEL (1929)
Myotis myotis		11/12	JOLLER i. Vorb.
Corynorhinus rafinesquei		13	PEARSON (1952)
Scotophilus temminckii		6/7	KOIKE (1924)
PRIMATES			
Tupaia javanica		24	HENCKEL (1928), de LANGE (1932)
Microcebus murinus		15,5	
Nycticebus coucang		29	HUBRECHT (1907)
Galago senegalensis		~ 30	ELOFF (1951)
Tarsius spectrum		24	KEIBEL (1907)
Mycetes seniculus		29	HENCKEL (1928)
Macaca mulatta		44	HEUSER et al. (1941)
M. cynomolgus		40	KEIBEL (1911)
Papio hamadryas		33	SCHNEIDER (1958)
Nasalis larvatus		> 25	SCHULTZ (1941)
Hylobates mülleri		29	SELENKA (1902)
Semnopithecus priam thersites		24,5	HILL (1937)
Homo sapiens		30/33	ASK (1908)
			BLECHSCHMIDT (1963)
			HOCHSTETTER (1951)

*: VF-Länge in bezug auf den Gliedmassenzustand.

von OLIVIER *et al.* (1958) einer andern mathematischen Formel als jenes der Feten, d.h. der Stadien mit Lidverschluss, sodass hier VF auch hinsichtlich des Wachstums einen wichtigen Umschlagspunkt darstellt.

Hohe Werte von 40—60 mm SST kommen bei jenen Vertretern vor, die von den *Creodonta* abgeleitet werden: bei *Canis familiaris, Felis domestica, Phoca*

TABELLE 9

Grösse von Stadium VF, Geburts- und Adultgewicht

	Stadium VF SST in mm	Geburtslänge Geburtsgewicht	Adultgewicht in g
Homo sapiens	30/33 nach 50 ET	360 mm Sch 3250 g	70 000 M
Papio hamadryas	33	196 mm B	♂ 22 000-30 000 N ♀ 11 000-15 000
Hylobates pileatus	29 *H. mülleri*	198 mm Sch 400 g	♂ 4 300-7 928 N ♀ 4 110-6 800
Semnopithecus priam thersites	29	>168 mm H	
Mycetes sp.	29	240 mm N	♂ 5 720 ♀ 7 392
Nycticebus coucang	29	50 mm F 5 PN!	♂ 1 105-1 370 N ♀ 1 012-1 675
Oryctolagus cuniculus	28/30 nach 19/21 ET	86,6 mm W 34,2 g	1 410 M
Cavia cobaya	28 nach 32 ET	78,5 g L	400 g L
Phoca groenlandica	42	11 800 g L	♀ 120 000 L
Ursus americanus	> 35 < 48	310 g L	♀ 100 000 L
Canis familiaris (Terrier)	~ 39 nach 32 mm	203 g L	♀ 9 870 L

Autorenhinweise für die VF-Stadien s. Tabelle 8

B: de BEAUX (1919/20)
F: FISCHER (1929)
H: HILL, W. C. O. (1937)
I: IBSCHER (1967)
L: LEITCH und al. (1960)
M: MANGOLD (1966)
N: NAPIER (1967)
Sch: SCHULTZ (1937, 1944)
W: WATERMAN (1943)

groenlandica (Tab. 8). Aus den Angaben zur Ontogenese der *Cetacea*, besonders aus dem Zustand des 90 mm langen *Balaenoptera physalus*-Feten, der im 4. Teil ausführlich beschrieben wird, dürfen wir schliessen, dass ihre Lidverschluss-Stadien eher mit jenen der *Proboscidea* vergleichbar sind als mit jenen der *Carnivora* (die n. KÜKENTHAL, 1899 aufgeführten Feten dürften wohl fixationsbedingte Schrumpfungen aufweisen). Bei einem Feten von *Loxodonta africana* von 72 mm SST findet sich in der Lidnaht eine winzige zentrale Öffnung, die anzeigt, dass es sich um ein frühestes Augenverschluss-Stadium handelt.

Die VF-Feten der Paarzeher sind im Falle von *Bos taurus*, *Ovis aries* und *Sus scrofa* gesamthaft anders organisiert als jene der bekannten übrigen *Eutheria*: die Gliedmassen erreichen die VF-Merkmale bei Stadien von 30/35 mm SST und realisieren bei Lidverschluss in den Vorderextremitäten einen für Eu-NH charakteristischen Zustand. Der Kopf hingegen weist beim Eintritt der Lidverwachsung die Charakteristika von VF auf. Stadium VF dieser Paarhufer dürfte wahrscheinlich als Ergebnis einer Veränderung zu interpretieren sein, die bei gleich-

bleibender Geschwindigkeit vorab in der Entwicklung der Vorderextremitäten eine Verlangsamung der Kopfdifferenzierung zur Folge gehabt hätte. Der Vergleich mit den Lidverschluss-Stadien der übrigen *Eutheria* legt die Annahme nahe, die Paarzeher hätten ursprünglich bezüglich der Grösse ein den übrigen Gruppen vergleichbares Stadium VF von 30/35 mm SST realisiert. Bei *Equus caballus* ist die Lidverwachsung bei einem etwas mehr als 60 mm SST messenden Feten ausgebildet. Auch hier dürfte eine abgewandelte Situation vorliegen. Wir werden im 2. Teil auf die Verhältnisse der VF-Stadien sowohl der *Perissodactyla* als der *Artiodactyla* ausführlicher und mit Literaturangaben eingehen.

4. *Innere Organisation des Stadiums VF und funktionelle Aspekte*

a. *Ossifikationsmerkmale*

Aus Tabelle 3 sind folgende Ossifikationsmerkmale für Stadium VF abzulesen: Mit Ausnahme des Interparietale sind die meisten desmalen Elemente eben entstanden, die Ersatzossifikation der chondrocranialen Einheiten hat noch nicht begonnen oder steht in allerersten Anfängen, in den Gliedmassen weisen die Elemente des Stylo- und Zeugopodiums primäre Knochenkerne auf. Einzelheiten sind ausser Tabelle 3 auch Tabelle 10 zu entnehmen: Hier sind nur VF-Stadien aufgeführt, von denen ich mit Sicherheit weiss, dass sie die Lidverwachsung eben erst realisiert haben. Von ihnen zeigen folgende noch eine winzige zentrale Öffnung in der Lidmauer: *Sciurus vulgaris*, *Myotis myotis*, *Erinaceus europaeus*, *Acomys cahirinus*, *Cavia cobaya* und *Homo sapiens*. Recht unsicher scheint mir bezüglich der Verknöcherungsmerkmale Stadium VF für *Homo sapiens* dokumentiert. Zur Zeit der Lidverwachsung, die nach übereinstimmenden Angaben verschiedenster Autoren (Ask, 1908; Blechschmidt, 1963; Hochstetter, 1951; Keibel *et al.*, 1908; Schultz, 1937 u.a.) bei 30/33 mm SST stattfindet, realisiert n. Mall (1906) der Fetus-Verknöcherungen, die z.T. bereits Überschreitung der VF-Situation darstellen. Es sind nämlich nach diesem Autor bei Stadien von 31/33 mm folgende Ossifikationen vorhanden: alle desmalen Elemente ausser Lacrimale und Tympanicum (= Übereinstimmung mit den übrigen VF-Stadien); das in VF anderer Arten noch fehlende Interparietale wäre hier schon ausgebildet, Verknöcherungen im Ex- und Supraoccipitale, in den Endphalangen von Hand und Fuss und in den Metacarpalia 2—5 würden Überschreiten der VF-Organisation bedeuten. Das hier erwähnte Mallsche Stadium entspricht etwa dem von Schaefer i. Blechschmidt (1963) dargestellten Feten von 49 mm SST. Neuere Angaben bezeugen für *Homo sapiens* hinsichtlich Skelettentwicklung eine Ausnahmestellung: Gliedmassen- und Kopf zeigen nicht die übliche Zuordnung, die Extremitäten erreichen VF-Merkmale n. O'Rahiliy *et al.* (1957) nach 22/23 mm, n. Curgy (1965) mit 33 mm, im Kopf sind VF-Eigenschaften n. Schaefer bei einem Stadium von 49 mm vorhanden.

TABELL

	Mesocricetus auratus	*Mus musculus*	*Rattus norvegicus*	*Citellus citellus*	*Sciurus vulgaris*	*Acomys cahirinus*	*Cavia cobaya*	*Erinaceus europaeus*	*Talpa europaea*	*Tenrec ecaudatus*
Länge in mm SST	15/16	15	20/21	24,8	23	17/22	24,5	23	22	22,5/ 23
Alter in ET	13¼	14½	17½			23½	31/32	16/18		
Lange Gliedmassenelemente mit beginnender Ossifikation	+	+	+		+	+	+	+	+	+
Sekundärer Gaumen geschlossen	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Dentale, Maxillare, Praemaxillare, Parietale (Par), Frontale	+	+	+		+	+	+	+	+	+
Vomer (Vo), Squamosum (Sq), Palatinum (Pal)	+	+	+		+	+	Vo —	+	+	+
Desmales Pterygoid	+	+	+		—	—	—	—	—	+
Nasale (Na), Jugale (Ju)			+		+	+	+	Ju —	+	Ju —
Lacrimale	—	—	+		—	—	—	+	—	—
Tympanicum	+	+	+		+	+	+	—	—	+
Goniale	—	—	—		—	—	—	—	—	+
Ala temporalis mit Verknöcherungsbeginn	+	+	+		+	+	+	+	—	+
Ilium diaphysisch verknöchernd	+	+	+		—		+	—	—	+
Pubis knorpelig	+	+	+		+	+	+	+	+	+
Lippenverschluss	—	+	—		+	—	—	+	+	+
Nasenpfropf	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

ttmerkmale der VF-Stadien

cuniculus	*Lepus europaeus*	*Felis domestica*	*Canis familiaris*	*Myotis myotis*	*Scotophilus temminckii*	*Tupaia javanica* 567 *b*	*Microcebus murinus* EM 193 *a*	*Tarsius spectrum* 735, 492	*Nycticebus tardigradus* 218	*Papio hamadryas*	*Macaca mulatta* und *M. sinica*	*Homo sapiens*	*Homo sapiens*
.7,2	24	42	39	11/12	6/7	22/24	15,5	20,8/ 24 gL	29 gL	33	44	33	47
)/20		um 32	32/35								53	um 50	um 70
+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Par—	Par ?	Par—	+
	+	+	+	Sq — Pal—		+	Vo —	+	+	Vo —	+	+	+
	—	+	+	+		+	+	+	+	—	+	+	+
	Na —	+	+	—		+	Na —	+	+	+	Ju ?	Na —	+
	—	+	+	—		+	—	+	?	+	+		+
	+	+	+	+		+	—		+	+	—	—	+
	—	—	—	+		+	—	+	+	—		Win— zig	+
	—	+	+	—	—	+	—	—	+	—	+	—	—
	+	—	—								—		
		+	+	+							+		
	+	+	+ ?	—		—	+			—	+		
+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		

In den mir zur Verfügung gestandenen *Homo*-Stadien von 33 mm (Abb. 1 *i*) und 47 mm liegen folgende Verhältnisse vor: Dem jüngeren der beiden Feten mit eben entstandenem Lidverschluss fehlen von den desmalen Elementen Nasale, Parietale, Interparietale und Tympanicum. Das Goniale ist als winziger Splitter in erster Anlage zu sehen. Auch im älteren Feten ist das Goniale noch immer klein, die Anlage des Tympanicum jetzt vorhanden. Beginnende Ersatzossifikation ist noch nicht festzustellen (SCHAEFER gibt für ihr Stadium von 49 mm ausser dem Vorkommen einer Verknöcherung im Supraoccipitale auch den Malleus als ossifizierend an).

b. *Sekundärer Gaumen und Epiglottis*

Besonders wichtig scheinen mir im Hinblick auf meine Hypothese zu einem Vorfahren-Geburtsstadium folgende Gestaltungen: Der für den Saugprozess notwendige *sekundäre Gaumen* ist in allen untersuchten Fällen sowie in den in

---

LITERATUR ZU TAB. 10

Mesocricetus auratus: n. eigenen Stadien sowie n. BEATTY (1950), BOYER (1958).
Mus musculus: n. eigenen Stadien und n. OTIS (1954), WITSCHI (1962).
Rattus norvegicus: n. eigenen Stadien und n. ADDISON (1921), DIETERLEN (1963); Normentafel von HENNEBERG (1937), MARTIN (1963), SCHMIDT (1965).
Citellus citellus n. Normentafel von VÖLKER (1922).
Acomys cahirinus: n. 2 eigenen Stadien, n. DIETERLEN (1963). *Acomys* ist bei Lidverschluss etwas weiter differenziert als übrige VF-Stadien, die ossifizierten Anteile der Gliedmassen sind viel ausgedehnter.
Cavia cobaya: eigene Stadien, Angaben n. HARMAN et al. (1931), MARTIN (1963), SCOTT (1937). Bei noch geringer Ossifikation der langen Gliedmassenelemente erscheint im Dentale bereits Sekundärknorpel, auch ist schon eine Mesenchymkondensation für den *Discus articularis* zu erkennen, das Goniale ist jedoch noch nicht angelegt.
Erinaceus europaeus: 1 Stadium mit noch nicht ganz vollständigem Lidverschluss. Angaben n. FAWCETT (1917), GROENBERG (1901), JAKOBFEUERBORN (1901), OESCHGER mündlich.
Talpa europaea: FISCHER (n. de BEER 1937), INOUYE (1912), SCHORR (1908).
Tenrec ecaudatus: 1 Stadium und Angaben n. ALTHAUS (1938), LEIMGRUBER (1939).
Oryctolagus cuniculus: Normentafel von MINOT et al. (1905), WATERMAN (1943).
Lepus europaeus: 1 Stadium.
Felis domestica: n. DREWS (1934) entspricht ein Stadium von 28 ET (n. GERSH 1937 26 mm SST messend) in seinen Ossifikationsmerkmalen VF. Meine eigenen beiden Stadien von 42 mm SST und n. GERSH (1937) etwa 32 ET sind hinsichtlich ihrer Verknöcherung noch typische VF-Feten. Der Lidverschluss ist vorhanden; DREWS gibt diesbezüglich keinen Hinweis.
Canis familiaris: n. FRETS (1911), OLMSTEAD (1911), SCHAEFFER (1934), SCHLIEMANN (1966).
Scotophilus temminckii: n. KOIKE (1924).
Tupaia javanica: Nr. 567 *b*; Angaben für ein Stadium von 24 mm n. LANGE et al. (1932) und n. HENCKEL (1924).
Microcebus murinus: Stadium Bern, Angaben von ALTNER (1968).
Tarsius spectrum: es standen mir Nr. 735 und 492 von Utrecht zur Verfügung. Dazu Angaben n. HUBRECHT et al. (1907), HENCKEL (1924).
Nycticebus tardigradus: Nr. 36 von 29 mm g. L. hat VF deutlich überschritten: Anlage des SKG mit *Discus articularis* vorhanden.
Papio hamadryas: eigene und Angaben v. REINHARD (1958).
Macaca mulatta (und *M. sinica*): n. FISCHER (1902), FRETS (1914), HENCKEL (1929), SCHULTZ (1937), van WAGENEN (1964).

Tabelle 10 unter Stadium VF aufgeführten Feten kurz vor dem Erreichen von VF geschlossen worden; die noch bestehende Verwachsungsnaht zeigt an, dass das Ereignis nur wenig zurückliegt. Von den Beutlern wissen wir, dass ein während längerer Zeit ununterbrochen fortgesetztes Saugen an der mütterlichen Zitze dadurch ermöglicht wird, dass dank der hochgestellten *Epiglottis* ein gleichzeitiges Trinken und Atmen garantiert ist. Abbildung 7 *a*, *b* zeigt uns die Verhältnisse von *Trichosurus vulpecula* und *Protemnodon eugenii*. Die weit dorsad

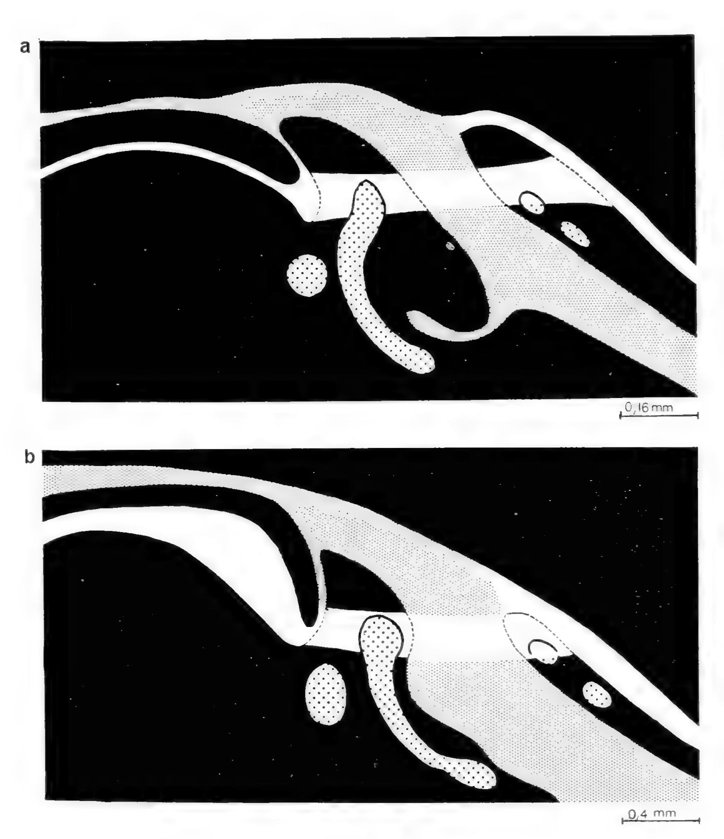


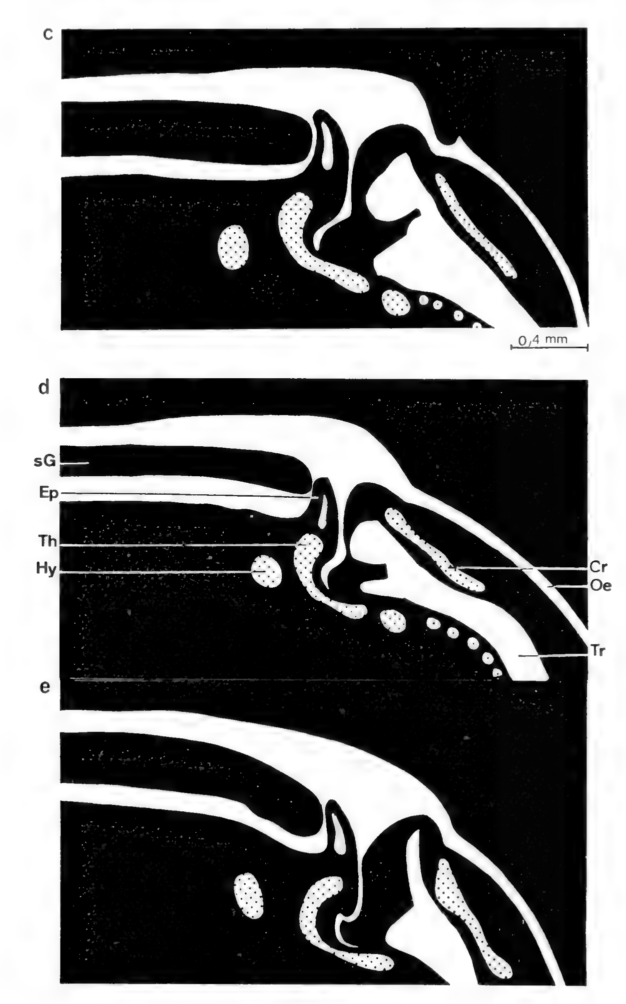
ABB. 7.

Lage und Höhe der Epiglottis.

Beim neugeborenen Beutler: *a: Trichosurus vulpecula*; *b: Protemnodon eugenii*, ist die Epiglottis so weit dorsad gewachsen, dass sie dem Velum palatinum caudal anliegt. Die Atemluft (grau) passiert ständig vom Ductus nasopharyngeus zur Trachea, die Milch (weiss) gelangt aus der Mundhöhle seitlich am Kehlkopf vorbei zum Ösophagus; auch bei den Lidverschluss-Stadien der *Eutheria* bestehen topographische Verhältnisse, die beim Abschluss der Mundhöhle durch die Epiglottis ein seitliches Abfliessen der Milch durch den Recessus piriformis in den Oesophagus gestatten könnten. Es sind dargestellt *c: Mus musculus* 14½ ET; *d: Acomys cahirinus* 23½ ET; *e: Rattus norvegicus* 17½ ET; ein Vergleich der VF- mit älteren Stadien von *Rattus norvegicus f:* Neonatus; *g:* 4 PN, Stadium der Malleusablösung; *g:* 14 PN (Augenöffnen) zeigt, dass schon in VF bezüglich der Epiglottis-Lage definitive Verhältnisse vorliegen.

Alle Sagittalschnitte sind so orientiert, dass die Basalplatte des Chondrocraniums horizontal liegt.

reichende Epiglottis schliesst die Mundhöhle so ab, dass die Milch seitlich vom Kehlkopf im Sulcus laryngopharyngeus in den Ösophagus gelangt. Eine dieser *Marsupialia*-Neonaten vergleichbare Situation liegt bei neugeborenen *Eutheria*-

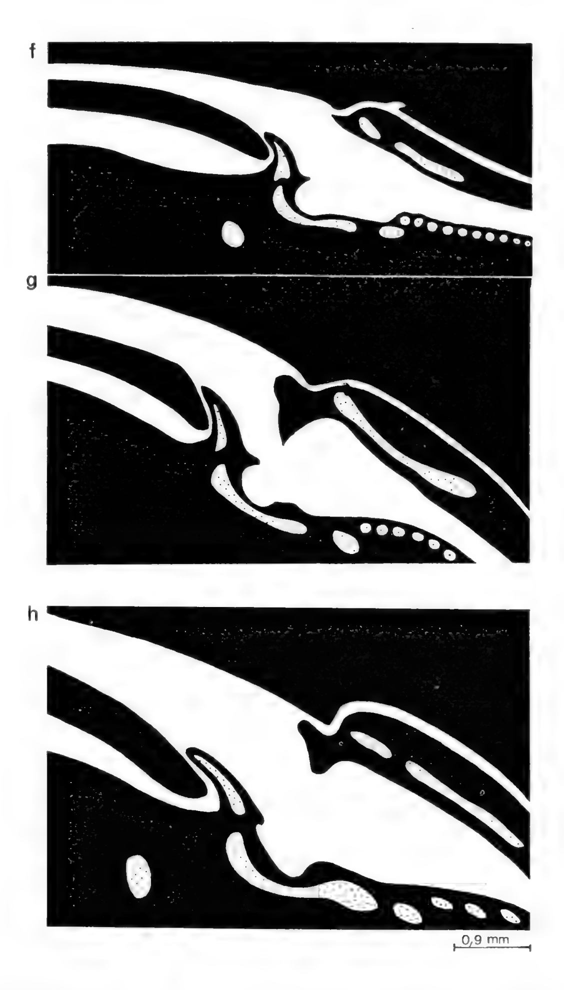


Nesthockern, Abbildung 7 *f* mit *Rattus norvegicus*, vor, wo Trinken und Atmen ebenfalls simultan erfolgen müssen. Prüfen wir die Lage der Epiglottis bei unsern VF-Stadien, so zeigt sich hier bereits die Lagebeziehung der eben erwähnten Säuglinge (7 *c*, *d*, *e*).

c. *Zustand des Integuments*

Die extrauterine Weiterentwicklung nach früher Geburt erfordert ausser Einrichtungen zu intensiver Laktation Schutz des Körpers vor schädlichen Ausseneinflüssen. Trägt die Beschaffenheit des Integuments auf Stadium VF der

Anforderung einer frühen Geburt Rechnung? Dort, wo auch bei rezenten *Eutheria* der Fetus noch immer nach kurzer Entwicklungsdauer das feuchte Uterusmilieu verlässt, wird die Körperoberfläche entsprechend früh geburtsreif. Die neuge-



borene *Talpa europaea* (Abb. 1 *a*) steht gestaltlich VF noch nahe; das Integument hat die für einen Eu-NH-Neonaten geburtstypische Ausbildung mit Stratum granulosum und verhorntem Periderm erreicht. Leider hatte ich nicht die Möglichkeit, einen Neonaten von *Cryptotis parva* oder einen solchen von *Glis glis* zu untersuchen, die n. Angaben von HAMILTON (1944) und KOENIG (1960) mit einer VF noch nahen Geburtsgestalt zur Welt kommen. Mit der Verlängerung der Tragzeit und der also je später erfolgenden Geburt wird die Ausbildung von Stratum granulosum und verhornten Aussenschichten immer mehr verzögert. Abbildung 8 stellt die Verhältnisse von *Rattus*, *Cavia cobaya* und *Homo sapiens*

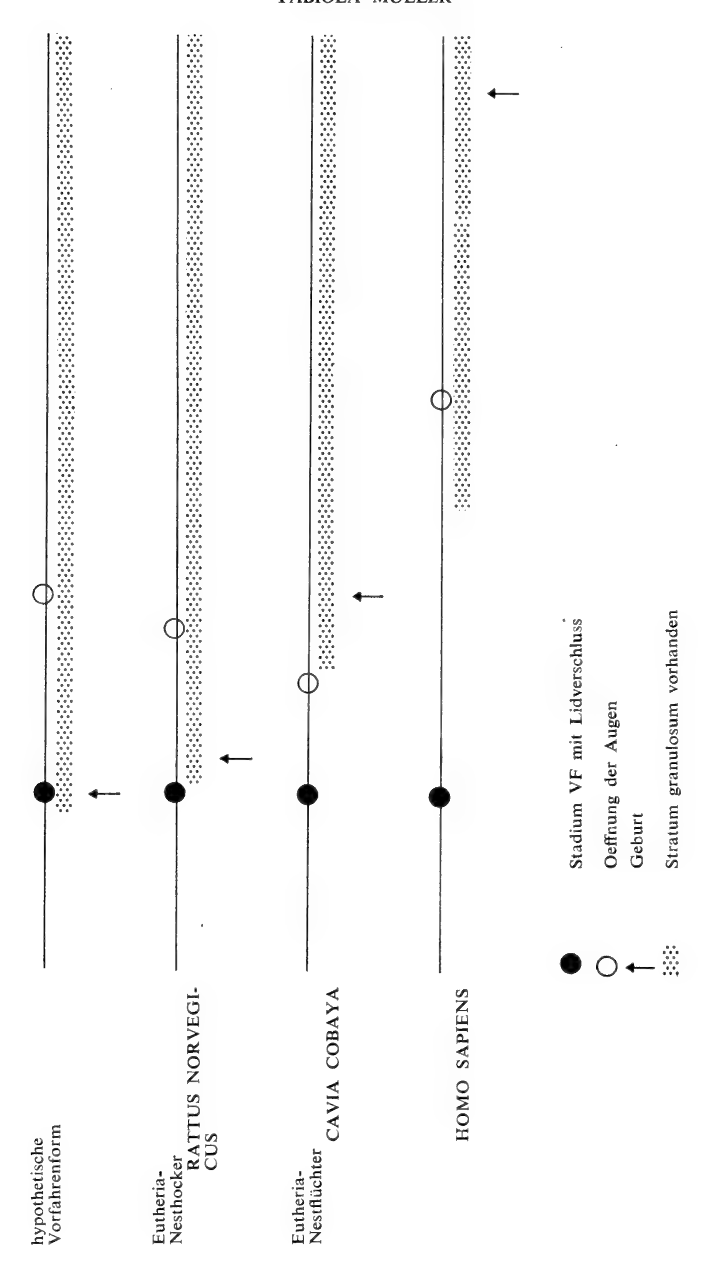


Abb. 8.

Lidverschluss, Integumententwicklung und Geburtszeitpunkt bei den *Eutheria*. Das Stratum granulosum tritt relativ zur Gestaltsituation umso später auf, je länger der intrauterine Aufenthalt dauert: bei *Rattus* n. HANSON (1947 i. GABE 1967) mit 19 ET, bei *Cavia cobaya* n. GÄTZI nach Augenöffnen, bei *Homo sapiens* n. GABE (1967) mit 5 Mo. Der Lidverschluss passt sich dieser Verschiebung des Geburtsmomentes nicht an; er entsteht bei allen *Eutheria* einem übereinstimmend frühen Ontogenese-Stadium zugeordnet.

nach Literaturangaben schematisch dar. Während *Cavia cobaya* nach einer unveröffentlichten Studie von GÄTZI (1969) ein Stratum granulosum erst nach Augenöffnen, nach 55/58 ET ausbildet, beginnt bei *Homo sapiens* n. GABE (1967) seine Entstehung gegen den 5. Fetalmonat.

d. *Bewegungsmöglichkeiten der VF-Stadien*

Wenig zahlreich sind auch Angaben über die Bewegungsmöglichkeiten der VF-Stadien, die jenen der *Marsupialia*-Neonaten etwa vergleichbar wären. ANGULO y GONZALEZ (1932) beschreibt für *Rattus* von 17½ ET Kopf- und Rumpfbewegungen sowie Motilität der Vorder- und Hintergliedmassen. KOENIG (1960) erwähnt für den obenerwähnten Neonaten von *Glis glis* Kopfpendeln, eine ruderartige und abwechselnde Betätigung der Vorderextremitäten und völlige Passivität der Beine. Es dürfte diese Gliedmassensituation etwa jener der Beutler-Neonaten entsprechen, die lediglich mit Hilfe alternierender Armbewegungen den Weg von der Geburtsöffnung zum Beutel bewältigen. Nach PANKRATZ (1934; zit. n. MARTY, 1962) treten bei *Oryctolagus cuniculus* Bewegungen schon mit 15/16 ET auf, Stadium VF ist 19/21 ET alt. Bei *Ovis aries* (BARCROFT, 1939) und bei *Felis domestica* (WINDLE, 1931) finden sich für Stadium VF trotz höherer Adultcerebralisation vergleichbare Verhältnisse.

e. *Urogenitalsystem*

In den Arbeiten zur Entwicklung der embryonalen Säugernieren wird immer wieder die Frage nach deren Funktion gestellt. Zum Teil ist sie phylogenetisch orientiert und will in Erfahrung bringen, ob die von niederen *Vertebrata* übernommenen Exkretionsorgane lediglich noch in ihrer Struktur oder eventuell auch samt ihrer Physiologie Rekapitulierungen darstellen. Zum Teil geht die Frage aber auch von rein ontogenetischen Gesichtspunkten aus und es wird zu ermitteln gesucht, welche Aufgabe z.B. einem tätigen *Eutheria*-Mesonephros zukommen könnte, wo doch die Exkretion flüssiger Substanzen bei den *Plazentalia* auf dem Umweg über die Mutter geschieht. In diesem Zusammenhang wurde bekanntlich eine mögliche Korrelation von Mesonephrosfunktion, Allantoisgrösse und Plazentationsmodus untersucht (BREMER, 1916; HINTZSCHE, 1940).

In der vorliegenden Arbeit ist die Frage nach der Funktionsmöglichkeit des Meso- und Metanephros für einen stammesgeschichtlich als Geburtsstadium auftretenden Feten der Organisation VF zu stellen. Es geben uns auch hierbei die Verhältnisse bei den *Marsupialia*-Neonaten einige Hinweise. Bei *Didelphis virginiana* setzt n. GERSH (1937) die Metanephros-Funktion erst mit 8PN ein, die Exkretion wird unmittelbar nach der Geburt vom Mesonephros geleistet. Es gibt also rezente Säuger, bei denen die Urniere eindeutig noch als Exkretionsorgan gebraucht wird. Für die *Eutheria*-VF-Feten dürfen wir annehmen, dass ein in diesem Stadium rezent noch oder nicht mehr vorhandener Funktions-

zustand nicht ohne weiteres eine in der stammesgeschichtlichen Vergangenheit gleicherweise vorhandene Situation darstellen muss. Auch wenn selbständige Exkretion bei Geburt in VF für Vorfahrenformen einmal realisiert war, so bebesteht nach Verschiebung des Geburtszeitpunktes durchaus die Möglichkeit einer die Lebensfähigkeit nicht tangierenden Veränderung, indem in Anpassung an eine sukzessive längerdauernde intrauterine Entwicklung die Exkretion flüssiger Abbauprodukte durch die Plazenta übernommen und der Fetus von dieser Funktion dispensiert wird. Es scheint mir aus diesem Grunde ein Nachweis des Auftretens der funktionsbereiten *Strukturen* an sich schon zu genügen, um unsere Hypothese von einer phylogenetisch früheren Geburt in VF zu stützen. Es fehlt aber auch für die rezenten VF-Stadien, sogar des Menschen, nicht an Hinweisen, welche für eine Tätigkeit der embryonalen Nieren sprechen. Einen guten Überblick zur Frage nach einer noch bestehenden Funktion des Mesonephros während der Ontogenese gibt die Arbeit von WILTSCHKE (1960).

Die Verlängerung der Tragzeit im Verlaufe der Stammesgeschichte könnte Verschiebungen eventuell auch bezüglich der Öffnung von Sinus urogenitalis und Rectum zur Folge gehabt haben. Ich erinnere an die S. 47 besprochenen Retardierungen, welche die Ausbildung des Integuments betreffen und je ausgedehnter sind, je länger der intrauterine Aufenthalt dauert. Doch gibt es auch hinsichtlich

---

LITERATUR TAB. 11

Mesocricetus auratus: n. LUDWIG (1957) enthält der Metanephros schon am 13. ET mehrere Nephren, Glomeruli mit kernhaltigen Erythrocyten.

Mus musculus: n. BOVY (1924) keine Mesonephros-Glomeruli; n. LUDWIG (1957) am 14. ET Metanephros mit durchbluteten Glomeruli.

Rattus: POLITZER (1934); TORREY (1943) beobachtet bei 32/34-Somiten-Stadien Mesonephros-Glomeruli; n. WITSCHI (1961) bei Embryonen von 12¼ ET Mesonephros-Anlage ohne Glomeruli.

Cavia cobaya: n. BREMER (1916) Mesonephros schon bei 15 mm SST-Stadien nicht mehr als aktiv zu betrachten; n. SCOTT (1937) mit 26 ET Müllerscher und Wolffscher Gang ganz offen.

Talpa europaea: GODET (1941), WEBER (1897).

Oryctolagus cuniculus: JOST (1948), MINOT et al. (1905).

Felis domestica: Abbau des Mesonephros n. BREMER (1916) bei 32 mm-Stadien; n. GERSH (1937) hingegen ist die Urniere bei Feten von 48 mm/35 ET noch voll entwickelt und gleichzeitig auch der Metanephros in Funktion; n. POLITZER (1934) offen bei Stadien von 21 mm.

Scotophilus temminckii: KOIKE (1924).

Tupaia javanica: LANGE et al. (1932).

Tarsius spectrum: HUBRECHT et al. (1907) gibt für ein gleich weit wie Nr. 218 entwickeltes Stadium offenen Sinus urogenitalis (SUG) und offenes Rectum an.

Nycticebus tardigradus n. HUBRECHT et al. (1907).

Homo sapiens: n. STARCK (1965) befindet sich der Mesonephros in Rückbildung; sein Abbau ist im 4. Mo beendet. Die Müllerschen Gänge erreichen n. VILAS (1933) die Dorsalwand des SUG bei 32 mm. Zu dieser Zeit enthält der Metanephros ausser den Glomeruli Tubuli 4. und 5. Ordnung.

Die in der Tabelle angeführte Numerierung der je gleichalten Stadien von *Mesocricetus auratus, Mus musculus, Rattus norvegicus* bezieht sich auf eigenes Material.

	Mesocricetus auratus 34	*Mus musculus* 49	53	*Rattus norvegicus* 60	61	*Acomys cahirinus* 4	*Cavia cobaya* 10	*Erinaceus europaeus*	*Talpa europaea* G. ♂	K. ♀	W	*Tenrec ecaudatus*	*Oryctolagus cuniculus*	*Lepus europaeus*	*Felis domestica*	*Scotophilus temminckii*	*Tupaia javanica*	*Microcebus murinus*	*Tarsius spectrum* 218	*Nycticebus tardigradus*	*Homo sapiens*
Länge in mm SST		15				22	28½	23	16	16	11	22,5	27	24	32	6/7	22	21_{gL}		29	30/33
Alter in ET	13¼	14½	14½	17½	17½	23½	31/32	17½													
Mesonephros noch mit Glomeruli	— L	— B,L	—	— T,W	—	—	+ B	R			+	+		+	+ G			+	+		+ S
Metanephros mit Malpighischen Körperchen	+ L	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+ M	+		+	+	+	+	+	+ S,V
Glomeruli des Metanephros durchblutet	+	+	+	+	+			+			+	+		+							
Rectum offen	+			+	+	+	—	+			+	+	+ M		+ P	+ K	+		+	+	+ L
Sinus urogenitalis offen	+				—	—	—	+			—	—	+ M		+ P	— K	+		+ H	+	+ L
Müllerscher Gang mit Lumen	+	+	+	+	+	+	R	R	R	+		zum Teil	+ J	—					—		+ V
Wolffscher Gang mit Lumen	+	R	R	+	R	R	+	+	+	+		+	+ J						+		
Ureter mit Lumen	+	+	+	+	+	+	+	+				+		zum Teil					+		
Nabelhernie zurückgebildet	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+		+	+ M				+				—

des Rectum und Sinus urogenitalis neben Fällen mit verspäteter Öffnung *(Cavia cobaya)* das Beibehalten einer Situation, wie wir sie für VF als Geburtsstadium postulieren müssen. Es ist dies zum Beispiel der Fall bei *Homo sapiens*, wo n. LUDWIG (1965) der Sinus urogenitalis (SUG) bei Stadien von 17, das Rectum bei solchen von 27/33 mm SST sich öffnet.

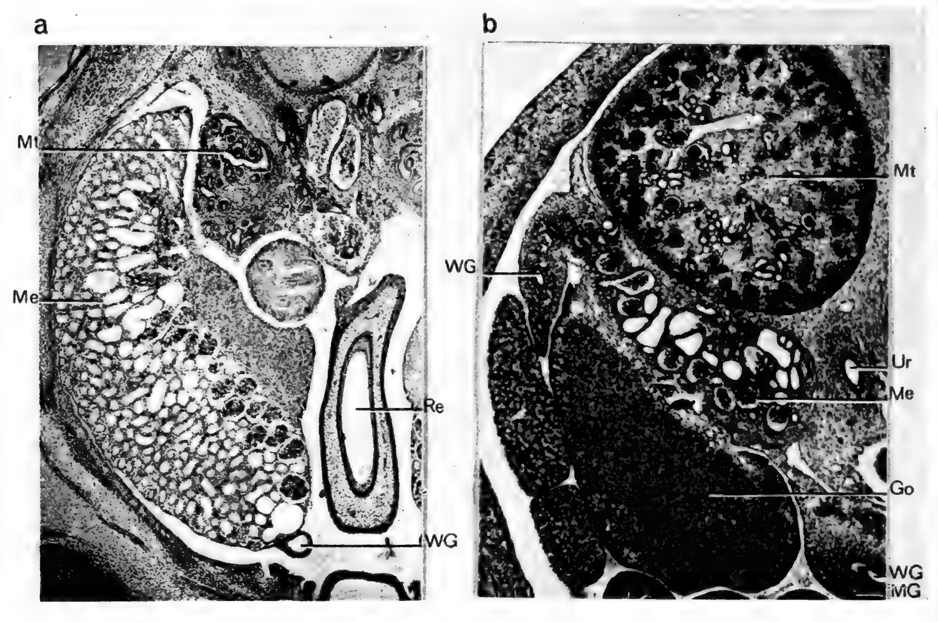


ABB. 9.

Meso- und Metanephros.
Beim neugeborenen *Macropus griseus* (*a*) und bei manchen Lidverschluss-Stadien der *Eutheria*, hier bei *Tenrec ecaudatus* (*b*) sind Meso- und Metanephros gleichzeitig vorhanden; beim Beutler übertrifft die Urniere die definitive Niere bedeutend an Ausdehnung.
Go: Gonadenanlage, Me: Mesonephros, MG: Müllerscher Gang, Mt: Metanephros, Re: Rectum, Ur: Ureter, WG: Wolffscher Gang.

Tabelle 11 fasst für die VF-Stadien die wichtigsten Fakten zum Zustand des Urogenitalsystems zusammen. Es liegt einschliesslich *Homo sapiens* folgende relativ übereinstimmende Situation vor: Der *Mesonephros* zeigt zum Teil deutliche Rückbildungserscheinungen oder wird, wie im Falle von *Mus musculus* (BOVY, 1929; WEBER, 1897), *Mesocricetus auratus* (LUDWIG, 1957) und *Rattus norvegicus* (WITSCHI, 1961) überhaupt nicht mehr vollständig aufgebaut, indem die Glomeruli-Bildung unterbleibt. Ein relativ grosser und noch mit zahlreichen durchbluteten Glomeruli ausgestatteter Mesonephros findet sich nach eigener Prüfung bei *Tenrec ecaudatus* (Abb. 9 *b*) und bei *Tarsius spectrum*. HINTZSCHE (1940) macht für *Microcebus murinus* von 21 mm Gesamtlänge (unser Stadium VF hat 15 mm SST) die Angabe, die Urniere habe mit einer Ausdehnung über drei Wirbelkörper

noch die Ausmasse des schon gut differenzierten Metanephros. *Homo sapiens* besitzt n. SHIKINANI (1926) mit 23 mm einen vom 2. Lenden- bis zum 4. Sakralwirbel reichenden Mesonephros, an dessen linkem cranialen Ende die erste Atrophie der Tubuli eben einsetzt. HOCHSTETTER (1954) erscheint es als im höchsten Grad wahrscheinlich, dass die Flüssigkeit der Harnblase eines Feten von 26,9 mm aus den wohlentwickelten Glomeruli der Urnieren stammt. Nach Angaben i. STARCK (1965) ist die Rückbildung des menschlichen Mesonephros etwa im 4. Mo abgeschlossen.

Im *Metanephros* finden sich bei allen in Tabelle 11 dokumentierten Formen Malpighische Körperchen und grossteils Glomeruli, in denen mittels geeigneter Färbung Erythrocyten festgestellt werden können. Die *Ureter* münden dorsal der Wolffschen Gänge in die Harnblase und sind mit Lumen versehen. Die Wolffschen Gänge, die n. Literatur schon auf sehr viel jüngeren Stadien die Kloake erreicht haben und zum Ableiten flüssiger Substanzen fähig waren, befinden sich bei weiblich sich differenzierenden Feten in Rückbildung, in männlichen Feten dieses Stadiums atrophiert der MÜLLERsche Gang und ist zum Teil nur noch in letzten Resten nachweisbar *(Erinaceus europaeus)*.

Tabelle 11 belegt ausserdem den für eine frühere Geburt in VF wichtigen Umstand, dass die Darmschlingen des physiologischen Nabelbruches reponiert sind (Ausnahme: *Homo sapiens*).

5. *Vergleich mit den Marsupialia-Neonaten*

Ich habe in der Deutung der transitorischen Verschlüsse und bei der Darstellung der inneren Organisation von Stadium VF schon verschiedentlich kurz mit den Beutler-Neonaten verglichen und möchte hier eine etwas detailliertere Gegenüberstellung anschliessen. Eine ausführliche Dokumentation und die Literaturangaben für die *Marsupialia* finden sich in einer früheren Arbeit (MÜLLER, 1969 *a*).

a. *Skelettmerkmale und Kehlkopfzustand*

Es liegt bei Geburt der *Marsupialia* ein etwas weniger ossifiziertes Skelett vor als in VF der *Eutheria*. Das Deckknocheninventar ist noch unvollständig; bei *Didelphis virginiana* fehlen n. NESSLINGER (1956) Goniale, Parietale, Interparietale; bei *Macropus griseus* sind nach eigener Prüfung nicht vorhanden Nasale, Jugale, Frontale, Parietale, Goniale, Tympanicum und Interparietale. Bei den VF-Stadien hingegen fehlen lediglich Pterygoid, Lacrimale und Goniale manchmal, das Interparietale in allen dokumentierten Fällen.

Auffallend ist vor allem der in Form eines Entwicklungsgradienten zwischen Arm und Bein auftretende Unterschied im Extremitätenzustand. Bei *Didelphis virginiana* (n. NESSLINGER, 1956) sind Ossifikationsanfänge lediglich in den

Diaphysen der langen vorderen Gliedmassenelemente, bei den VF-Stadien der *Eutheria* hingegen in jenen der Vorder- und Hinterextremität festzustellen. Eine mit *Didelphis virginiana* übereinstimmende Situation findet sich bei *Trichosurus vulpecula* und *Macropus rufus*. *Protemnodon eugenii* und *Macropus griseus* hingegen zeigen auch in Tibia und Fibula der Hintergliedmasse leichten Verknöcherungsbeginn.

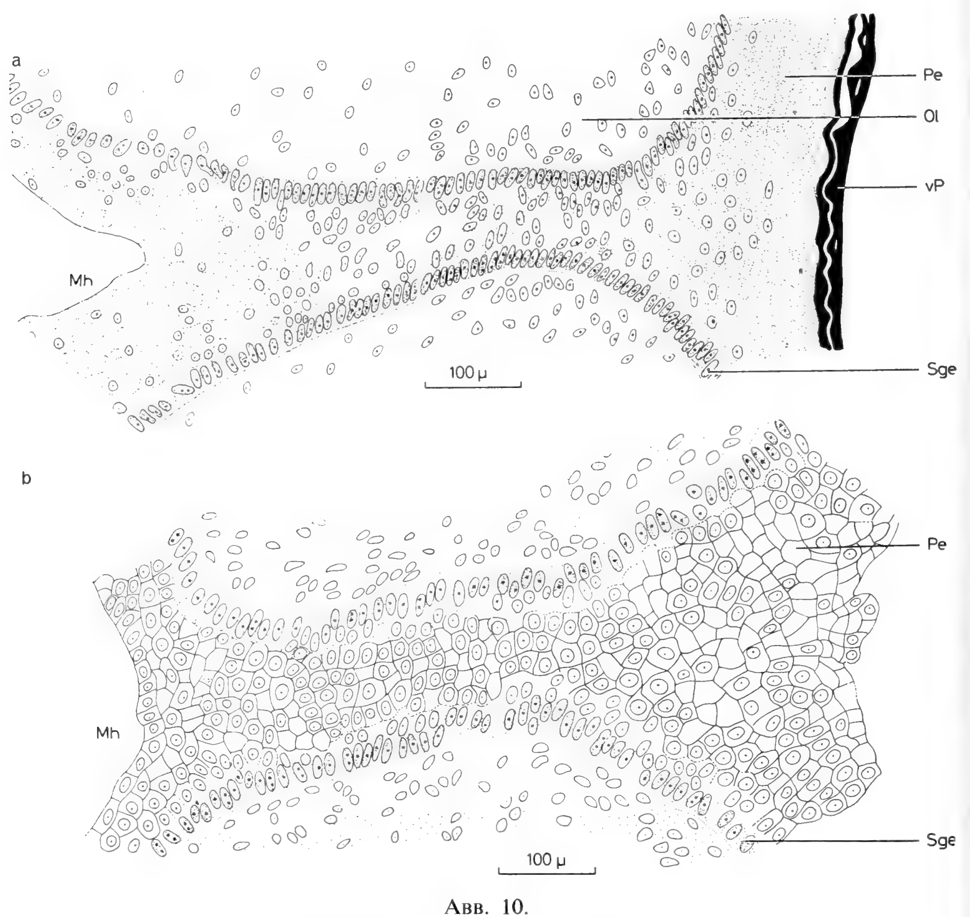


ABB. 10.

Histologisches Bild der Lippenverwachsung.
a: Die epitheliale Verbindung von Ober- und Unterlippe des neugeborenen *Protemnodon eugenii* ist lediglich lateral voll zellularisiert; b: die Verwachsung von *Erinaceus europaeus* besteht durchgehend aus klar abgegrenzten Zellen.
Mh: Mundhöhle, Ol: Oberlippe, Pe: Periderm, Sge: Stratum germinativum, vP: verhorntes Periderm.

b. *Transitorische Verschlüsse*

Ein Habitus-Vergleich des Beutlers (Abb. 3 *a*) mit dem VF-Stadium der *Eutheria* (3 *b*, *c*) ergibt Übereinstimmung hinsichtlich der transitorischen Ver-

schlüsse. Bei *Macropus rufus* sind die unterhalb der dicken Peridermschicht liegenden verwachsenen Lider und die mit der Kopfhaut verwachsene Pinna

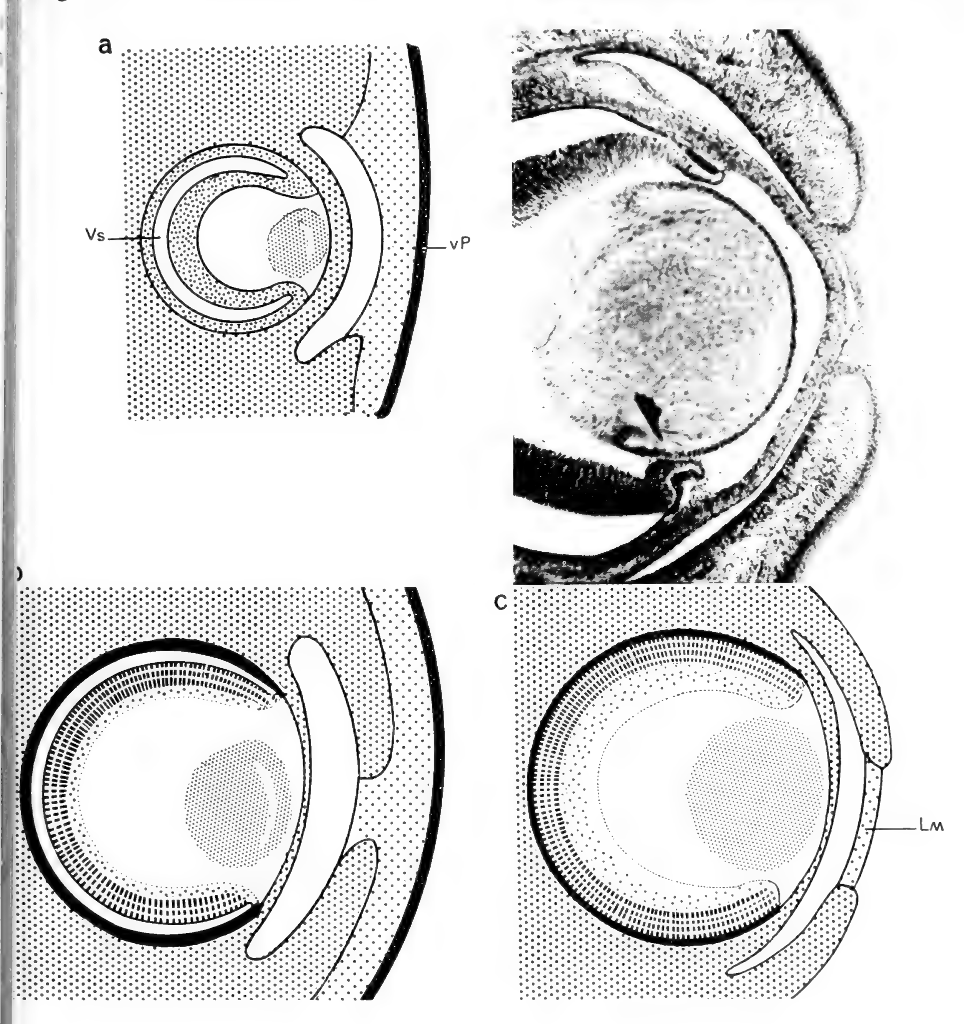


ABB. 11.

Augenschutz und Gesamtorganisation des Auges bei Geburt.
a: Beim neugeborenen *Dasyurus quoll* besteht der extrauterin notwendige Augenschutz lediglich aus Peridermüberzug; bei *Macropus* ist bei Geburt ein doppelter Schutz vorhanden: Periderm und die durch eine Lidmauer (Lm) verbundenen Lider; *c:* bei Stadium VF der *Eutheria* ist die Ventrikelspalte (Vs) geschlossen und die Retina differenzierter als jene der Beutler-Neonaten.

schwierig festzustellen, während sie bei den *Eutheria* deutlich in Erscheinung treten. Lid- und Lippenverwachsung des Beutlers sind noch nicht völlig zellularisiert, hingegen ist ein verhorntes und mehrere Zellschichten umfassendes Periderm vorhanden. In Stadium VF der *Eutheria* bestehen Lid- und Lippen-

verschluss aus gut sichtbaren Einzelzellen, ein verhorntes Periderm wird bei diesen rezent ja intrauterin durchlaufenen Ontogenese-Stadien noch nicht ausgebildet. Abbildung 10 *a* dokumentiert die Verhältnisse des Beutlers, 10 *b* jene von *Erinaceus europaeus* für die Lippenverwachsung. Der Lidverschluss weist je vergleichbare Strukturierung auf.

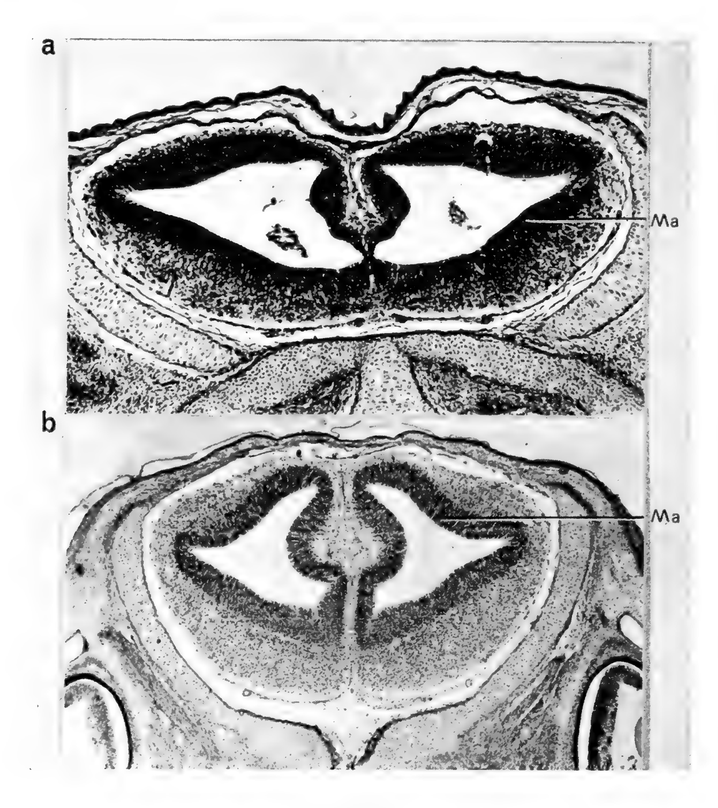


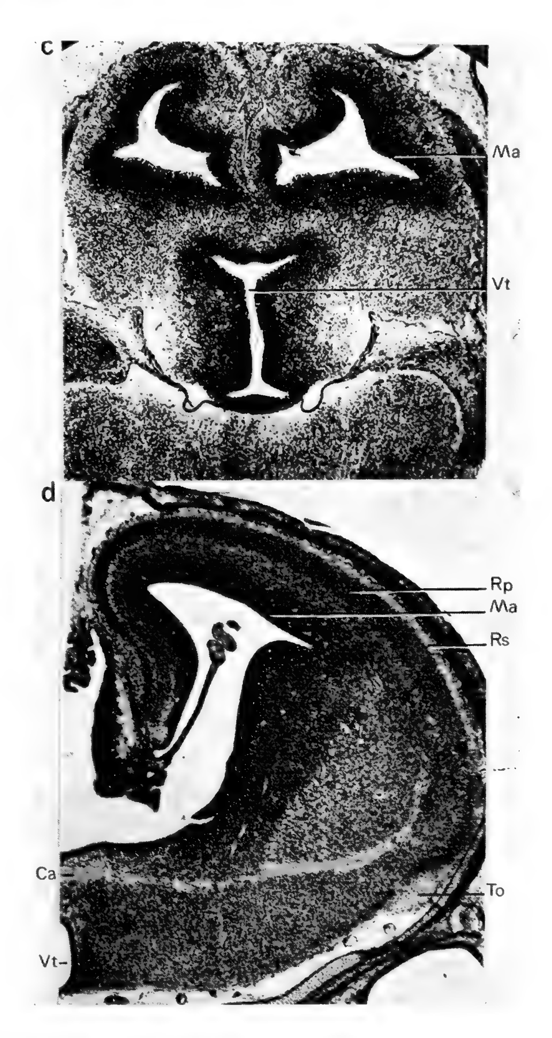
Abb. 12.

Hirnzustand bei Lidverschluss.

a: Das Gehirn des neugeborenen Beutlers *Didelphis virginiana*; *b: Macropus griseus* und *c:* eines Schlüpflings von *Tachyglossus aculeatus* zeigt eine aus Matrix (Ma) und Mantelschicht aufgebaute Hemisphärenwand; *d: Mus musculus* bei Lidverschluss.
ca: Commissura anterior, Rp: Rindenplatte, To: Tr. olfactorius lateralis, Vt: dritter Ventrikel.

Die Lidverwachsung der *Marsupialia* ist einem primitiveren Hirn- und Retinastadium zugeordnet als jene der *Eutheria*-VF-Stadien. Während bei *Macropus griseus* ein leichter Differenzierungsunterschied zwischen den peripheren länglichen und den zentralen kugeligen Retinazellen besteht und jene von *Didelphis virginiana* sich sogar nur aus länglichen Neuroblasten aufbaut, sind in der VF-Retina von *Mus musculus* bereits drei Schichten zu unterscheiden: die Matrix mit peripheren länglichen und zentralen kugeligen Zellen sowie die Faserschicht.

Abbildung 11 stellt diese unterschiedlichen Verhältnisse schematisch dar und gibt in 11 *a* ausserdem die Situation jener Beutler wieder, welche als Neonaten wie *Dasyurus quoll* noch keinen Lidverschluss, sondern lediglich mit Periderm überwachsene Augen haben.



Die Hemisphärenwand von *Didelphis virginiana* und *Macropus griseus* (Abb. 12 *a*, *b*) besteht aus Matrix und Mantelschicht. Der Randschleier ist bei *Macropus*, hingegen noch nicht bei *Didelphis* entstanden. Das Lidverschluss-Stadium der *Eutheria* (Abb. 12 *d*, *Mus musculus* 14½ ET) zeichnet sich durch bedeutend fortgeschrittenere Differenzierung aus: Es ist hier bereits die Rindenplatte vollständig angelegt. Es sei ausserdem der für stammesgeschichtliche Ableitung der Ontogenese-Typen wichtige Sachverhalt erwähnt, dass die *Mono-*

tremata-Schlüpflinge (Abb. *c*, *Tachyglossus aculeatus* n. ZIEHEN, 1904) bei Lidverschluss eine den *Marsupialia* vergleichbare Hirnsituation aufweisen.

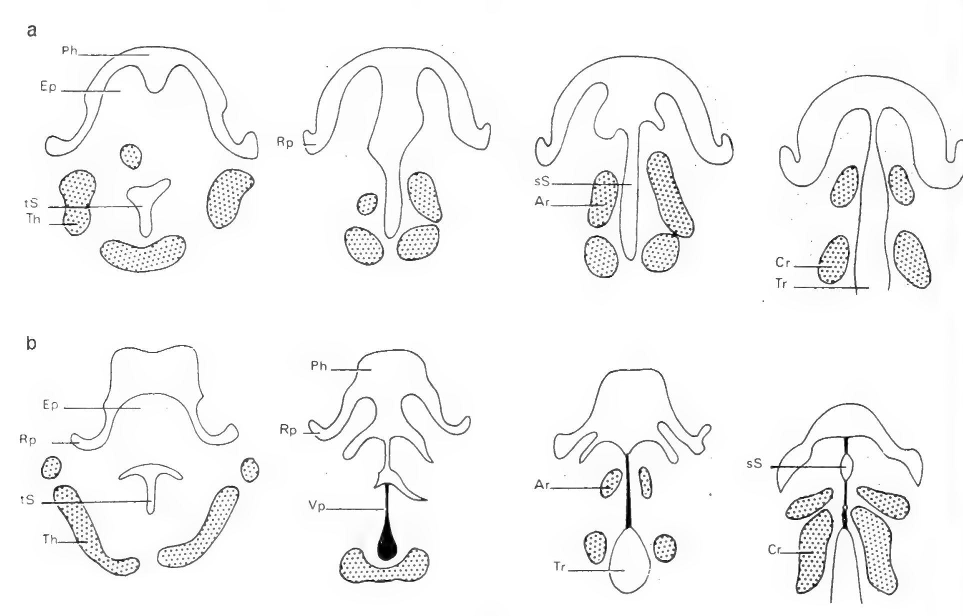


ABB. 13.

Kehlkopfsituation bei *Marsupialia*-Neonaten und *Eutheria*-VF-Stadien.
a: die Epiglottis (Ep) von *Trichosurus vulpecula* reicht nahe ans Pharynxdach, die Milchpassage geschieht im Recessus piriformis (Rp), die Arywülste sind durch die sagittale Spalte (sS) vollständig voneinander getrennt; *b*: bei *Microcebus murinus* mit eben geschlossenen Augen ist die Lösung der Verklebung im Gang.
Abkürzungen Abbildung 3.

Es wird also der Lidverschluss der *Marsupialia* bei Stadien mit weniger differenziertem Skelett und Gehirn ausgebildet als bei den *Eutheria*. Auf früheren Gestaltstadien als bei den *Eutheria* ist sodann eine Verbindung zwischen Pharynx und Larynx hergestellt; ich erwähnte bereits S.34 dass sich bei den Beutler-Neonaten eine offene sagittale Spalte vorfindet (Abb. 13), sodass die Luftpassage vom Ductus nasopharyngeus via Larynx zu Trachea und Lunge möglich ist. Bei den *Eutheria*-VF-Stadien hingegen findet Lösung der transitorischen Kehlkopfverwachsung eben statt.

c. *Gesamtsituation bei Geburt*

Die VF-Stadien der *Eutheria* sind also etwas besser differenziert als die Beutler-Neonaten. Über die Lebensfähigkeit derartiger Feten als auf früheren stammesgeschichtlichen Stufen eben zur Welt kommenden Entwicklungsstadien können deshalb wohl kaum Zweifel bestehen. Man könnte gegen die Hypothese von einem in VF stattgehabten früheren Geburtszeitpunkt aber einwenden, die

Eutheria-Vorfahren hätten nicht dieselben günstigen Voraussetzungen gehabt wie die *Marsupialia*, wo die ständig an der Zitze hängenden Jungen durch den Beutel vor störenden Umweltseinflüssen bewahrt werden.

Nun sind aber eben die primitivsten Beutler noch nicht im Besitze eines Marsupiums und weisen dazu eine noch dürftigere Neonaten-Situation auf als zum Beispiel *Didelphis virginiana*. Verschiedene beutellose *Marmosa*-Arten schleppen ihre Brut an den Mammae hängend so lange mit sich herum, bis sie nach 40 bis 60 Tagen einigermassen sich selbst überlassen werden kann. Die Möglichkeit ähnlicher Anfangsbedingungen auch bei den *Eutheria*, beziehungsweise bei ihren Vorfahren, sehe ich durch folgende Beispiele belegt. Blair (1941) berichtet über *Baiomys*, einen Nager, der mit weniger als 20 Tagen Tragzeit und mit ebenso rascher postnataler Entwicklung wie *Mesocricetus auratus* ursprüngliche Fortpflanzungs- und Entwicklungsverhältnisse beibehalten hat. Die Jungen heften sich kurz nach Geburt an die Zitzen der Mutter und bleiben hier ohne Unterbruch während 19 bis 22 Tagen. Die Versicherung des Autors, dass er dieses Verhalten während der ganzen Zeit verfolgt habe, spricht für die Besonderheit der Beobachtung. Lösen von den Zitzen und Entwöhnung geschehen gleichzeitig. Es gibt weitere Fälle, die dafür sprechen, dass „fixierte Laktation" in der Stammesgeschichte der *Eutheria* mit Zähigkeit beibehalten werden kann. Es ist dies vor allem auffällig bei der Gattung *Neotoma*, deren Vertreter den Dehnungsstatus erreicht haben dürften und Junge von etwa 60 mm SST und 10—15 g Gewicht, das ist das doppelte bis dreifache des Gewichts eines *Rattus*-Neonatus, zur Welt bringen. Richardson (1943) berichtet von *Neotoma albigula*, dass das einzige Junge nach Geburt die meiste Zeit bewegungslos an der Zitze hängend zubringt. Das Laktationsorgan wird nur losgelassen, wenn es gegen ein anderes ausgetauscht werden soll. Die bei Geburt bereits durchgebrochenen Inzisivi sind zu seinem Schutz nach innen umgebogen. *Neotoma fuscipes* schleppt an den Zitzen bis drei Junge mit sich herum. Auch über *Neotoma magister* wird von Poole (1940) berichtet, dass die Jungen sich während 21 Tagen ununterbrochen an den Zitzen festhalten. Ihr Verlassen fällt wie im Falle von *Baiomys* mit der Entwöhnung zusammen. Für die Insektenfresser habe ich Angaben von Zitzenfixierung der Jungen nicht gefunden. Das erstaunt insofern, als sich auch hier noch sehr ursprünglich gebliebene O-Typen finden *(Cryptotis parva, Talpa europaea)*. Bei den Fledermäusen dürfte das Festhalten der Jungen an den Zitzen mit der hängenden und fliegenden Lebensweise in Zusammenhang zu sehen sein.

Andere ähnliche Fälle können wahrscheinlich nicht im Sinne einer Beibehaltung sehr ursprünglicher Verhaltensweisen zur Aufzucht unentwickelter Nestlinge gedeutet werden. Oft werden die Jungen nämlich auch dann an den Zitzen hängend von ihrer Mutter mitgeschleppt, wenn diese aufgestört wird: bei *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* n. Dieterlen (1963), *Dipodomys nitratoides* n. Culbertson (1946), *Peromyscus nuttalli* n. Goodpaster *et al.* (1954).

6. *Zusammenfassung*

Ich habe in diesem Kapitel nicht allein die Merkmale des von allen *Eutheria* durchlaufenen Lidverschluss-Stadiums darstellen, sondern vor allem die in andern Arbeiten (MÜLLER, 1969) geäusserte Vorstellung von einem frühen und eventuell frühesten, bei *Eutheria*-Vorfahren vorkommenden Geburtsstadium einlässlich begründen wollen. Diese Hypothese gründet sich also auf folgende Fakten und Überlegungen:

1. Stadium VF ist gekennzeichnet durch eben verschlossene Sinnesorgane, durch einen kurz vorher entstandenen sekundären Gaumen, durch eine hochgestellte Epiglottis sowie durch einen in Abbau befindlichen Mesonephros, einen funktionsbereiten Metanephros mit Glomeruli und durch eine Reihe weiterer Merkmale, die sich auch bei den im System höchststehenden Gruppen in gleicher Zuordnung finden.

Die Beutler-Geburtssituation lässt erkennen, dass von diesen Charakteristika besonders die Sinnesverschlüsse in Hinordnung auf eine unmittelbar bevorstehende Geburt entstehen. Bei den rezenten *Eutheria* treten die transitorischen Verwachsungen relativ zum rezent realisierten Geburtszeitpunkt viel zu früh auf, und es lässt sich eine unmittelbare Beziehung zur rezenten Geburtssituation nicht feststellen. Es liegt die Annahme nahe, es sei eine stammesgeschichtlich frühere Geburt von *Proto-Eutheria* bereits in VF erfolgt.

2. Dieses frühe bei fast allen *Eutheria* ontogenetisch noch als Lidverschluss-Stadium dokumentierte Stadium besitzt eine Gestaltorganisation, die jene der Beutler-Neonaten überschreitet.

3. Zugunsten einer Geburt in VF sprechen ferner Überlegungen zur Evolution der Viviparität. Auch die ersten lebendgebärenden *Proto-Eutheria* dürften ihre Jungen wohl nur während kurzer Zeit im Uterus behalten haben. Es erinnern die Entwicklungsdauern bis VF mit Werten von 13¼, 14½ und 17½ Tagen auffallend an die Tragzeiten der *Marsupialia*.

4. Die übereinstimmende Grösse des Stadiums VF bei Formen unterschiedlicher Adult-Ausmasse, verschiedenster Elevationshöhe und recht abweichender Entwicklungszeiten bis VF spricht für äusserst konservative Bewahrung der früheren Verhältnisse.

5. Die Fortpflanzung der Vorfahren unserer rezenten *Eutheria* dürfte zu charakterisieren sein durch didelphisähnliche grosse Jungenzahlen von 12 und darüber und durch Neonati, welche Grösse und Organisation von VF aufwiesen und intensive Brutpflege verlangten.

II. Gestaltstadium Eu-NH und Übergangsstadien

Für einen nach VF erfolgenden Geburtszeitpunkt fehlen den Feten direkte Gestalt-Indizien, wie wir sie für Stadium VF in Form der transitorischen Verwachsungen angetroffen haben. Die recht unterschiedlichen, zwischen VF und MAB vermittelnden Gestaltmerkmale rezenter Neonaten lassen auf eine kontinuierliche Verschiebung des Geburtstermins schliessen. Auffallend bleibt dabei der Umstand, dass die Mehrzahl der Eu-NH-Vertreter sich bei den *Rodentia* und *Insectivora* vorfindet.

1. *Charakteristik der Geburtssituation Eu-NH*

Ich bezeichne mit Eu-NH ein Gestaltstadium mit einem gegenüber VF und MAB mittleren Merkmalskorrelat (Tabelle 3), das bei primitiven *Eutheria*-

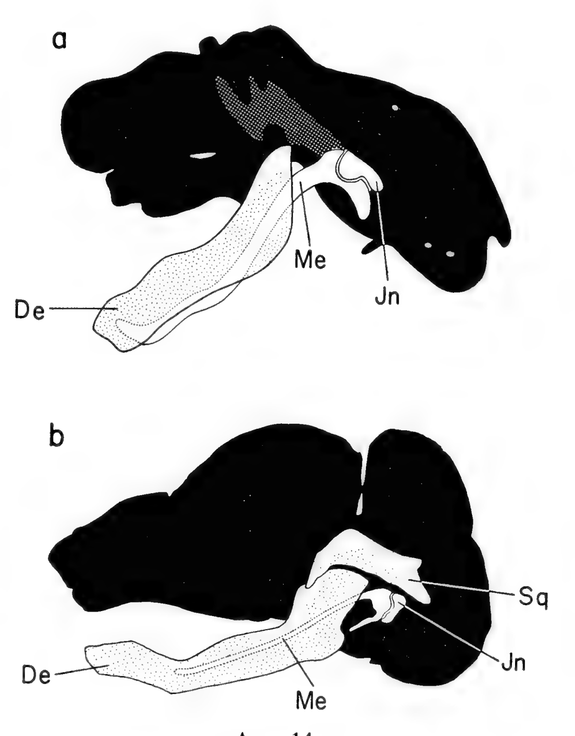


Abb. 14.

Zustand der Kiefergelenke: Stadium VF und Eu-NH.
a: Die Neonaten der *Marsupialia* (*Perameles* n. ESDAILE 1916) und Stadium VF der *Eutheiar* besitzen erst ein primäres KG ohne Gelenkspalte. Das Dentale (De) als Teil des künftigen SKG ist in Bildung, das Squamosum ist nicht oder nur in erster Anlage vorhanden; *b:* der Neonatus der Stufe Eu-NH weist neben dem primären auch ein sekundäres KG auf Der Meckelsche Knorpel (Me) reicht nicht mehr ganz rostral wie in VF (*a* n. ESDAILE 1916, *b* n. de BEER 1937).

Nesthockern bei Geburt realisiert sein kann. Aus Tabelle 5 mit den wenigen bekannten Zeitplänen ist ersichtlich, dass die zwischen VF und Eu-NH liegende Periode äusserst kurz ist. Sie beträgt bei Formen mit ursprünglich gebliebener Entwicklungsgeschwindigkeit wie *Mesocricetus auratus* und *Rattus norvegicus* rund $^1/_5$ der Zeit, die zur Ausbildung des Stadiums VF benötigt wird. Trotz dieser kurzen Spanne erfolgen Änderungen von beträchtlichem Ausmass: die

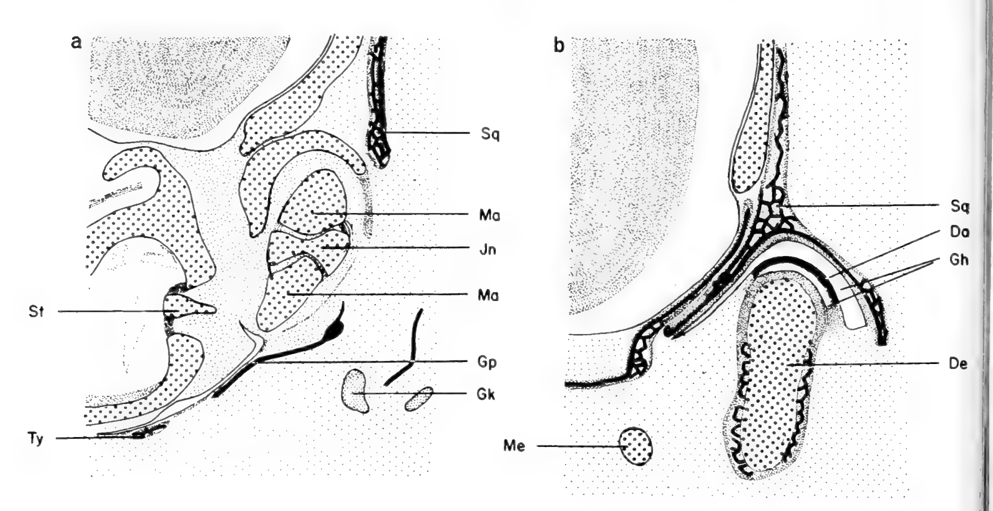


Abb. 15.

Primäres und sekundäres Kiefergelenk in Eu-NH: Neugeborener *Mesocricetus auratus* (16 ET). *a:* Das in der Ontogenese zuerst entstandene primäre KG besitzt noch keine Gelenkspalte; *b:* zwischen Squamosum und Dentale des SKG hat sich ein Discus articularis gebildet. Da: Discus articularis, De: Dentale, Gh: Gelenkhöhle, Gp: Gehörgangplatte, Go: Goniale, In: Incus, Ma: Malleus, Sq: Squamosum, St: Stapes, Ty: Tympanicum.

Grösse der Feten wächst auf etwa das doppelte bei *Sciurus vulgaris*, *Rattus norvegicus*, *Erinaceus europaeus*; das Dentale entwickelt Gelenk- und Kronfortsatz; im Unterschied zu VF mit nur primärem KG liegt nun ausserdem ein sekundäres vor mit Discus articularis und doppelter Gelenkspalte (Abb. 14, 15); die Ersatzossifikation chondrocranialer Einheiten hat eingesetzt. Zum mittleren Merkmalskorrelat rechne ich hinsichtlich der Verknöcherung ausser den primären Knochenzentren in Stylo- und Zeugopodium solche in den Metacarpalia 2—5, den Metatarsalia 2—5 und den Endphalangen 2—5. Im Kopf liegt das Deckknocheninventar nun vollständig vor; Ersatzossifikation findet sich in der Ala temporalis, im Supra-, Ex- und Basioccipitale und eventuell in andern Einheiten; knorpelig liegen vor die Ohr- und Nasenkapsel und die Gehörknöchelchen.

Von peripherer Keratinisierung im Meatus acusticus abgesehen (Abb. 16) sind die Sinnesverschlüsse gegenüber VF noch unverändert. Hingegen hat dort, wo in VF eine Lippenverwachsung ausgebildet wird, ihre Öffnung vor und in Eu-

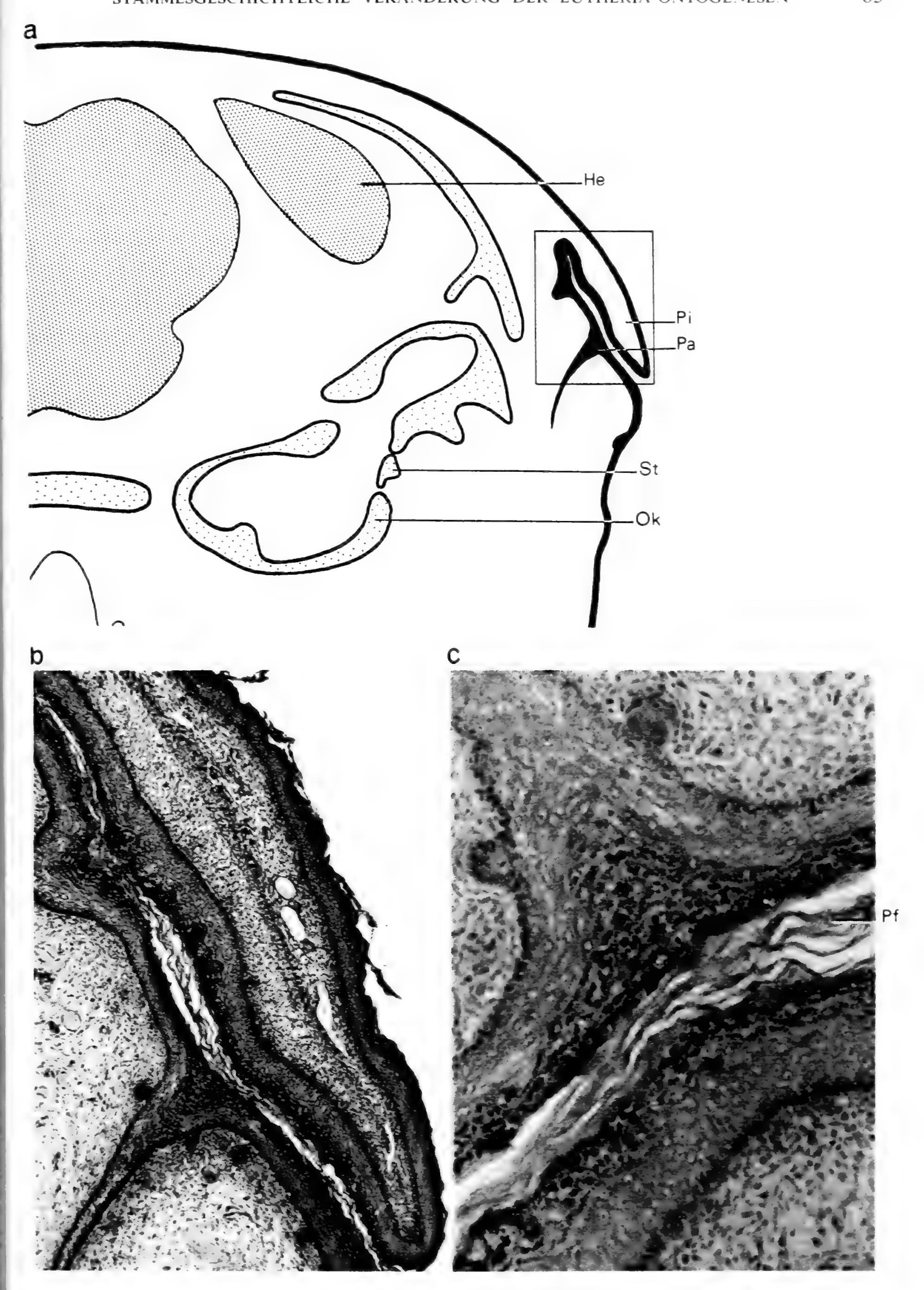


ABB. 16.

Kopfquerschnitt mit Ohrmuschel und Porus acusticus externus der neugeborenen Ratte. *a:* Übersicht; *b:* Pinna (Pi) und Kopfintegument; *c:* Porus acusticus externus (Pa). Abbildung 16 *c* gegenüber *b* um 90° gedreht.
He: Hemisphärenende, Ok: Ohrkapsel, Pf: Peridermfetzen, St: Stapes.

Tabelle 12

Nesthocker verschiedener Gestalt- und Cerebralisationsstufen

	EU-NH-Nesthocker der Cerebralisationsstufe 1 *Mesocricetus auratus* Beatty et al. (1950)	*Rattus norvegicus* Strong (1925/26)	*Talpa europaea* Godet (1951), Parker (1885)	*Erinaceus europaeus* Parker (1885)	*Chaetophractus villosus*	*Mus musculus* Curgy (1965)	EU-NH-Nesthocker der Cerebralisationsstufe 2 *Sciurus vulgaris*	Höhere Gestaltstadien der Cerebralisationsstufe 1 *Tupaia glis* Altner (1968), Spatz (1964)	*Oryctolagus cuniculus* Gaetzi (1969), Frick (1955) Hoyte (1961)	Höhere Gestaltstadien der Cerebralisationsstufe 4 *Ursus arctos*	*Ursus arctos ferox*	MAB-Nesthocker der Cerebralisationsstufe 1 *Tenrec ecaudatus*, Parker (1885)	*Echinops telfairi*	MAB-Nesthocker höherer Cerebralisationsstufen *Felis domestica*, Curgy (1965)	*Canis familiaris* Curgy (1965)
Metacarpalia 2—5 in Ossifikation	2 –4	+	—	+	2,3	+	+	+	+	+			+	+	+
Metatarsalia 2—5 mit verknöchernden Diaphysen	+	+	—	+	2-5	1—5	+	+	+	+			+	+	+
Endphalangen der Hand ossifiziert	2—5	1—5	+	+	+	1—5	+	+	+	+			+	+	+
Endphalangen der Zehen ossifiziert	1—3	1—5	+	+	+	1—5	+	+	+	+			+	+	+
Mittlere Phalangen: Hand	—	—	—	—	2	2—5	—	+	+	+			+	+	+
Mittlere Phalangen: Fuss	—	—	—	—	—	2—5	—	+	+	+			+	+	+
Proximale Phalangen: Hand	—	—	—	—	1,2	2—5	—	+	+	+			+	+	+
Proximale Phalangen: Fuss	—	—	—	—	—	1—5	—	+	+	+			+	+	+
Calcaneus (Ca), Talus (Ta) mit Ossifikation	—	—	—	—	—	Ca	—	Ca, Ta	Ca, Ta	Ca			Ca, Ta	Ca, Ta	Ca, Ta
Carpus unverknöchert	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
Ohrkapsel in Ossifikation	—	—	—	—		—	—	Beginn	Pars cochlearis	Kaum	Teilweise ossifiziert		+	+	+
Nasenkapsel knorpelig	+	+	+	+		+	+	Beginn der Ossifikation	Beginn der Ossifikation		+	—			
Malleus knorpelig	Leichte Ossifikation	+	+	Leichte Ossifikation			+	—	—	—	+	—	—	—	
Incus knorpelig	+	+	+	+		+	+	—	—	Fast vollständig knorpelig	+	—	—	—	
Gelenkspalte zwischen Malleus und Incus	—	—	+	—		—	—	+	—						

NH eingesetzt. Das Integument dieser Geburtsstufe ist in allen mir begegneten Fällen noch nackt, wenn wir von den Vibrissen der Schnauzenpartie absehen. Durch ein haarloses Integument zeichnet sich aber auch Tupaia glis aus (SPRANKEL, 1959), die n. SPATZ (1965) und ALTNER (1969) bei Geburt schon weiter entwickelt ist als Nesthocker der Stufe Eu-NH.

Tabelle 12 zeigt detailliert, dass das oben erwähnte Merkmalskorrelat bei Geburt realisiert wird von *Mesocricetus auratus*, *Rattus norvegicus*, *Sciurus vulgaris* und *Erinaceus europaeus*. *Talpa europaea* ist etwas weniger differenziert; *Mus musculus* überschreitet die Stufe Eu-NH. Es zeigen diese Fälle, dass innerhalb eines übereinstimmend in Erscheinung tretenden O-Typus eine leichte Verbesserung der Geburtsgestalt stattfindet. Wir sehen das noch deutlicher, wenn wir weitere Nesthocker auf ihre Ossifikationsmerkmale prüfen. Tabelle 12 dokumentiert für *Echinops telfairi*, *Tupaia glis* und *Oryctolagus cuniculus* ein deutliches Überschreiten der Stufe Eu-NH; diese Neonaten unterscheiden sich von *Felis domestica* dadurch, dass ihr Malleus noch nicht vom Meckelschen Knorpel getrennt ist. Der neugeborene *Ursus arctos* zeigt bei Geburt Ossifikationsmerkmale, die jenen von *Mus musculus* vergleichbar sind.

Tabelle 12 sondert die Nesthocker ausserdem nach ihrem Adult-Cerebralisationsgrad. Es zeigt sich, dass Neonaten der Stufe Eu-NH im Falle von *Sciurus vulgaris* und vielleicht auch anderer *Sciuridae* adult höher cerebralisiert sind als normale Nesthocker. Wir werden diese Ausnahme zur Praezedenzregel von PORTMANN im Kapitel zur Cerebralisation besprechen. Häufiger und innerhalb der Gruppe als Regel kommt die Kombination einer dürftigen Geburtsgestalt mit hoher Adult-Cerebralisation vor bei den *Fissipedia*. Wir werden im speziellen Teil sehen, dass diese *Carnivora*-Gruppe sich dadurch auszeichnet, dass die Nesthocker relativ zur Cerebralisationsstufe als Frühgeburten zur Welt kommen mit besonders auffälliger Hilflosigkeit und langdauernder postnataler Unreifephase. Die neugeborenen Bären zum Beispiel zeichnen sich *Rattus* gegenüber durch viel grössere Unbeholfenheit aus, entsprechen ihre Bewegungen n. RIESE (1943) doch erst etwa jenen eines VF-Stadiums der Ratte n. ANGULO y GONZALEZ (1932).

2. *Gestaltstufe Eu-NH als intrauterin durchlaufenes Ontogenese-Stadium*

Viele der bekannten *Eutheria* durchlaufen Gestaltstadium Eu-NH intrauterin, da sie wegen ausgedehnter Tragzeitverlängerung auf späterer Entwicklungsstufe zur Welt kommen. Abbildung 17 zeigt uns den Habitus zweier derartiger Beispiele: *Cavia cobaya* (17 *a*) und *Lepus europaeus* (*b*) mit gegenüber ihrem VF-Stadium doppelter Länge. Neben dieser starken Grössenzunahme fallen Änderung der Proportionen sowie bessere Differenzierung der Pinna und der Extremitäten auf. Das nackte Integument ist relativ zur Situation bei *Mesocricetus auratus* (*c*) mit Geburt in Eu-NH noch wenig entwickelt, lediglich die als warzenartige

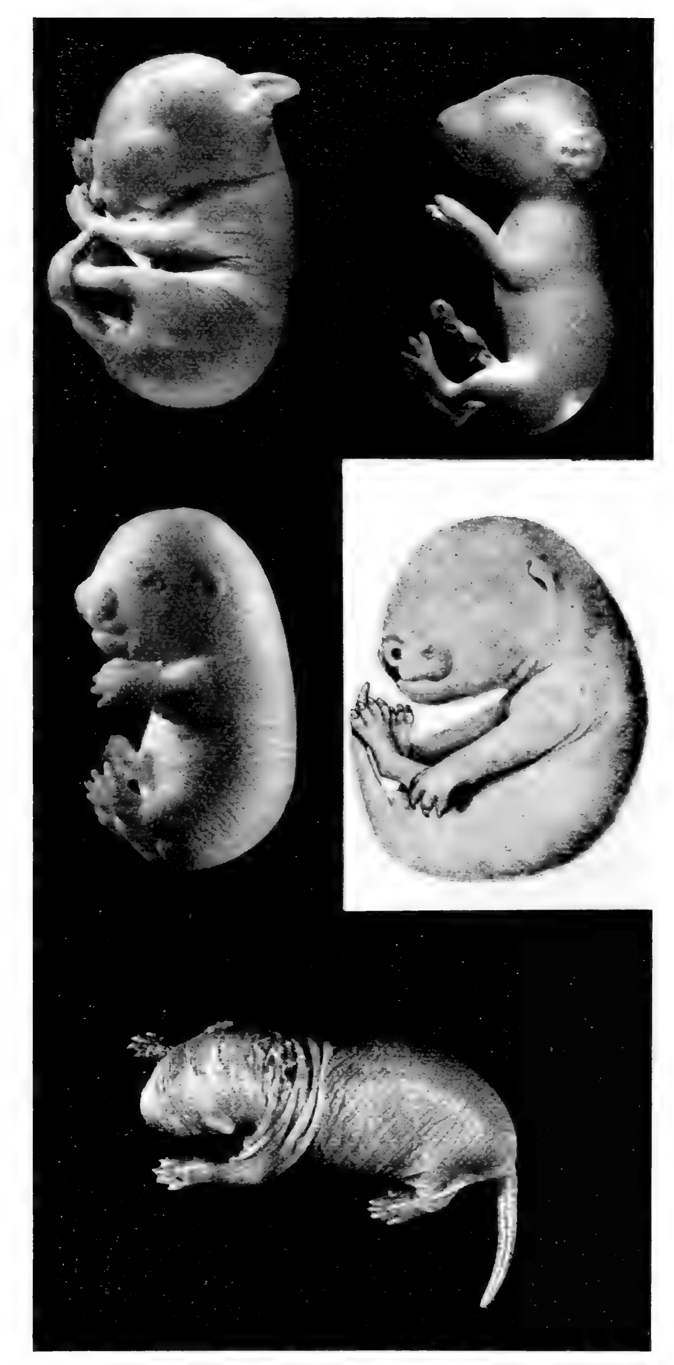


Abb. 17.

Habitus von Eu-NH-Stadien.
a : Lepus europaeus 54 mm; *b : Cavia cobaya* 52 mm, 38 ET; *c : Mesocricetus auratus* vor Eu-NH, 14 ET; *d : Dasyurus quoll* 20 mm, 36 TT (n. HILL+al. 1955); *e : Rattus norvegicus*, Neonatus.

Gebilde das Integument vorwölbenden Vibrissenanlagen sind gut sichtbar. Das in die Abbildung einbezogene Beuteljunge von *Dasyurus quoll* (*d*) ist von ähnlichem Habitus.

Jene *Eutheria*, die bereits in VF gegenüber den allgemein realisierten Verhältnissen Abweichungen aufweisen, behalten sie im Laufe der weiteren Ontogenese bei, sodass auch bezüglich Stadium Eu-NH eine Ausnahmesituation vorliegt. Das gilt für die Paarhufer und für *Homo sapiens*.

Menschliche Feten erreichen Eu-NH-Merkmale in den Gliedmassen bei SST-Längen von etwa 49/50 mm, während im Kopf die Merkmale von VF vorliegen. Der von SCHAEFER i. BLECHSCHMIDT (1963) dargestellte Fetus mit Ossifikation der Metacarpalia 1—5, der vorderen Grundphalangen 1—4, der Metatarsalia 1—5 sowie der Endphalangen beider Gliedmassen zeigt sogar bereits ein Überschreiten von Eu-HN. In CURGY (1965) ist für die Vorderextremitäten eines gleichlangen Stadiums von 49 mm Verknöcherung der Metacarpalia 2—5 und der Endphalangen 1—5 angegeben, für die Füsse sind Merkmale leider nicht angeführt.- Im Kopf tritt Eu-NH-Organisation erst etwa bei 100 mm SST auf. Der von REINBACH (1963) bearbeitete Fetus von 93 mm ist ihr schon nahe: die Ersatzossifikation hat Ex-, Basi- und Supraoccipitale erfasst. Bei einem wenig mm längeren von NOBACK (1944) beschriebenen Stadium von 105 mm haben die Extremitäten die Eu-NH-Organisation bereits beträchtlich überschritten, indem vorn und hinten schon alle Phalangenglieder ossifiziert vorliegen. Wir werden auf weitere Einzelheiten im 4. Teil näher eingehen und dort auch sehen, dass nach dem Durchlaufen der eben besprochenen Unterschiede in Stadium MAB schliesslich eine Merkmalszuordnung besteht, wie wir sie für andere *Eutheria* kennen.

Abweichungen stellen wir sodann für die *Perissodactyla* fest. Auch hier wird Organisation Eu-NH in Kopf und Gliedmassen nicht gleichzeitig erreicht. Das bereits für VF erwähnte Nachhinken in der Ausbildung der Kopfmerkmale wird beibehalten, und es beträgt der Unterschied zwischen Feten mit Gliedmassen- und solchen mit Kopf-Eu-NH-Merkmalen bei *Bos taurus* etwas mehr als 21 Tage.

3. *Vorkommen der Gestaltstufe Eu-NH als Geburtsorganisation*

Die Abkürzung Eu-NH weist darauf hin, dass das mit ihr gemeinte Stadium von *Eutheria*-Neonaten realisiert wird. Es findet sich die Eu-NH-Gestalt- als Geburtsstufe innerhalb der *Insectivora* ausser bei *Erinaceus europaeus* auch bei *Blarina brevicauda* n. Angaben von HAMILTON (1929) und wahrscheinlich bei *Sorex araneus* n. de BEER (1929). Bei den besser bekannten *Rodentia* dürfte sie von einer Grosszahl der Nesthocker realisiert werden. Ich zähle hier einige im speziellen Teil durch Autorenhinweise und andere Angaben näher dokumentierte Beispiele auf: *Rattus norvegicus*, *Mesocricetus auratus*, *Apodemus mystacinus*,

Baiomys taylori subater, Clethrionomys glareolus, Dipodomys heermanni tularensis, Peromyscus grossypinus, Meriones shawi, Citellus beechyi. Innerhalb der *Xenarthra* scheint lediglich *Chaetophractus* noch dieser Nesthocker-Gestaltstufe anzugehören;

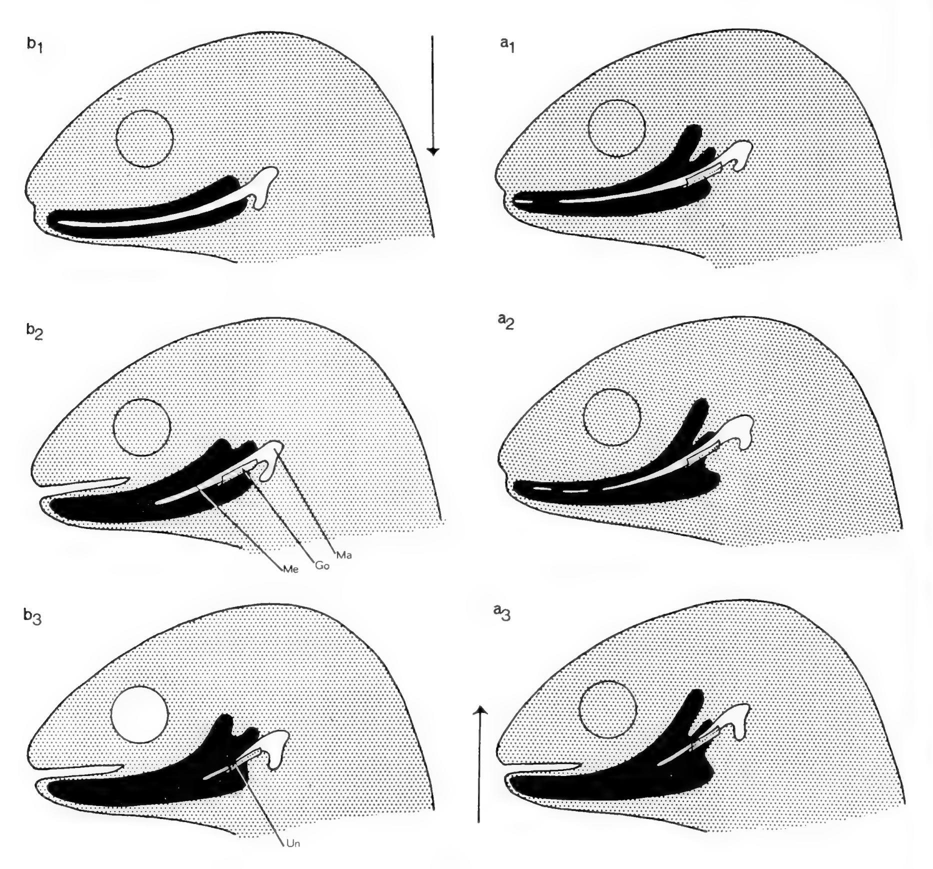


ABB. 18.

Rückbildung des Meckelschen Knorpels und der Lippenverwachsung bei *Marsupialia* und *Eutheria*.

Der MK der *Marsupialia* wird langsamer rückgebildet als jener der *Eutheria*. Wenn *Perameles* mit 10,5 und *Didelphis* mit 15 PN (a_1) die Organisation Eu-NH bereits überschritten haben, ist bei diesen Beutlern die Knorpelspange noch fast intakt. Bei den *Eutheria* findet sich ein vollständiger MK nur bis VF (b_1); zur Zeit der Organisation Eu-NH (b_2) ist dessen rostral der Augen sich befindlicher Abschnitt entweder bereits resorbiert oder ossifiziert. Die Lippenverwachsung der Beutler wird in MAB (a_3) gelöst; bei den *Eutheria* mit Lippenverschluss finden sich freie Lippen schon in Eu-NH. Abbildunga_{1-3} n. ESDAILE (1916) und NESSLINGER (1956).

die übringen bekannten Vertreter der Gruppe sind zu Nestflüchtern mit fortgeschrittenerer Geburtsorganisation evoluiert. Gestaltmässig stehen sodann einige Vertreter der *Fissipedia* diesem Merkmalskorrelat noch nahe. Ich erwähnte bereits den in Tabelle 12 aufgeführten Fall von *Ursus arctos*; ungefähr gleiche Ossifikationsmerkmale wie der Bären-Neonatus weist *Mustela nivalis* bei Geburt

auf; *Mustela* wird nach Angaben von HEIDT & al. (1968) nackt und mit einer SST-Länge von 44 mm geboren. Nach der Abbildung eines Aufhellungspräparates sind alle Phalangenglieder, die Metatarsalia und -carpalia diaphysisch ossifiziert, Tarsalia und Carpalia scheinen in knorpeligem Zustand vorzuliegen.

III. GESTALTSTADIUM MAB

Ich nenne diese dritte Gestaltstufe MAB wegen der eben realisierten Verselbständigung des Malleus. Unter Malleus-Ablösung ist dabei die im Gebiet des Goniale sich vollziehende Trennung des ursprünglichen Meckelschen Knorpels in den künftigen Malleus und einen Rest des Meckelschen Knorpels zu verstehen. Unter den Stadien, die als ontogenetische und stammesgeschichtliche Stufen auf dem Weg zur Nestflüchter-Geburtssituation durchlaufen werden, ist das hier vorliegende ein besonders wichtiges.

1. *Das Stadium MAB in der Ontogenese*

a. *Malleusablösung und Kieferfunktion*

In Stadium MAB wird in der Individualentwicklung die Grundlage wichtiger Funktionen realisiert: einerseits wird durch die Malleusablösung das primäre KG seiner akustischen Aufgabe freigegeben, anderseits dürfte das mit Gelenkspalte und Discus articularis versehene sekundäre KG Bewegungsfreiheit erreichen durch den Umstand, dass der bisher wohl blockierend wirkende Meckelsche Knorpel in MAB stark zurückgebildet vorliegt.

Möglichkeiten zu Aussagen über den Funktionsbeginn geben zum Teil Gestaltkriterien fertiger Gelenke, zum Teil Beobachtungen über tatsächliche Betätigung (SKG: Fressen); Hinweise geben ausserdem theoretische Überlegungen.

Im allgemeinen treten Gelenke bei ihrer Fertigstellung dann in Funktion, wenn die nervösen Grundlagen zur Betätigung der sie bedienenden Muskeln ebenfalls vorliegen. Es spielt damit für den Funktionsbeginn nicht allein die Fertigstellung der Gelenke und Muskeln, sondern auch die Entwicklungsreife des Gehirns eine Rolle. Da deren Eintritt von der Hirn-Entwicklungsgeschwindigkeit abhängig ist und da für verschiedene Säuger je neue Differenzierungsgeschwindigkeiten vorliegen können (Teil 3), ist die Zeit zwischen Fertigstellung der Gelenke (vereinfachend MAB) und Funktionseintritt als verschieden lang zu erwarten. Wir werden bei den konkreten Beispielen lediglich als Extremfall die Situation antreffen, dass Funktionsanfang der Kiefergelenke und Malleusablösung zeitlich zusammenfallen.

Tabelle 13

Malleusablösung und postnatale Ereignisse

Material	Meatus in MAB offen	in MAB Gelenkspalte im primären KG	in MAB Mesenchym im Cavum tympani	Zeitpunkt von MAB	1. Hören: H 1. Fressen: F	Zeit des Augenöffnens	Laktationsdauer
Didelphis sp. um 35 PN	+	—	+	32 PN McClain (1939)	H 50 PN McClain (1939) F 90 PN McCrady (1938)	58 PN McCrady (1938)	90PN
Mesocricetus auratus	—	—	+	3 PN	F 12 PN Dieterlen (1961)	12 PN Mohr (1954)	
Mus musculus	— Roland (1934)	—	+	5 ½ PN	F 15 PN Mohr (1952)	12 PN Freye (1960)	20/30 PN Freye (19
Rattus norvegicus	—	im Entstehen	+	3½/4 PN	H 12 PN Dieterlen (1963) F 13 PN Mohr (1952)	14 PN Addison (1912)	21 PN Eckstein (1956)
Sciurus vulgaris 69 mm SST	+	—	+	Um 19 PN	F 44 PN Eibl-Eibesfeldt (1951)	28/30 PN Liebermann (1930)	7½/8 Wo Gewalt (1952)
Acomys cahirinus 31 mm SST	—	—	+	30½ ET	F 10/12 PN Joller (mdl.)	38 ET Dieterlen (1963)	3 Wo Dieterlei (1961)
Tenrec ecaudatus 54 mm SST	+	—	+	Bei Geburt		8 PN ?	25/30 PN Eisenberg (1967)
Echinops telfairi 55 mm SST	+	—	+	Bei Geburt?	F 16 PN Honegger (1966)	9 PN Honegger (1966)	32 PN Gould et (1966)
Erinaceus europaeus	+	—	+	Nach 12 PN	F 25/26 PN Morris (1961)	14 PN Oeschger (mdl.)	42 PN Herter (1933)
Oryctolagus cuniculus Neonatus	+	bis 5 PN Hoyte (1961)	+ bis 10 PN	Kurz n. Geburt	F 11 PN	10 PN Nachtsheim (1935)	
Dasypus novemcinctus	+	+	—				
Mustela erminea	+	—	+	10 PN oder vorher	F 35 PN Psenner (1940)	40 PN Psenner (1040)	4 Wo Psenner (1940)
Felis domestica	+	—	+	Bei Geburt	H 8 PN Ellingson (1960) F 14 PN	14 PN	60 PN
Ursus arctos *U. americanus* *	+	beim Neo- natus —	b. Neo- natus +	postnatal	H 6/8 Wo * Schlott (1950)	26/29 PN Starck (1956)	1½ Jahre Dathe (1961)
Thalarctos maritimus					F 4 Mo Kostjan (1934)		
Tupaia glis	+	bei Geburt Spatz (1964)		19 PN Spatz (1967)	F 19 PN Sprankel (1961)	15/21 PN Sprankel (1961)	16/20 PN Sprankel (1960)
Callithrix jacchus, Frühgeburt	+	—	+	bei Geburt	F 28 PN Grüner et al. (1963)	praenatal	6 Mo Napier (1967)
Macaca irus (javanica) 105 mm SST	+	—	+	praenatal		praenatal Nähe MAB	18 Mo Haddow (1952)
Pan troglodytes 71 mm SST				nach 71 mm		Beginn: 126 ET ? Abb. Schultz (1940)	1—1½ Jahr Haddow (1952) Goodall (1965)
Ovis aries Scott (1951)		50 ET		59 ET 125 mm SST	F 8 PN		

1. *Primäres Kiefergelenk*

Die Morphogenese des primären KG wird bei *Rodentia* und *Insectivora* erst etwas nach MAB abgeschlossen. Die Gelenkspalte zwischen Malleus und Incus (Tabelle 13) wird lediglich in zwei mir bekannten Fällen schon vor Malleusablösung gebildet: n. SPATZ (1967) bei *Tupaia glis* und nach eigener Prüfung bei *Talpa europaea*. In den von FREY (1911) besprochenen Gruppen *(Chiroptera, Rodentia, Carnivora, Ungulata)* tritt bei vielen Vertretern eine durchgehende Gelenkspalte adult nicht mehr auf. Es soll dieser Umstand der Nichtverschiebbarkeit der beiden Gelenkelemente das Hören jedoch nicht beeinträchtigen. Deshalb dürfen wir dem späten Auftreten der Spalte vielleicht keine zu grosse Bedeutung zumessen. Zu einer abgeschlossenen Morphogenese der Gehörknöchelchen wird auch der Abbau des sie während der Ontogenese umgebenden Mesenchyms gehören; er geschieht n. Tabelle 13 in zahlreichen der untersuchten Fälle erst nach MAB.

Ausser einer abgeschlossenen Entwicklung der Gehörknöchelchen ist für eine Funktion natürlich auch jene des Cortischen Organs, der Cochlearis-Fasern und des Gehirns erforderlich. *Felis domestica* mit MAB bei Geburt zeigt n. ELLINGSON (1960) erste Reaktion auf Hörreize nach 7/8PN. Nach PUJOL & al. (1968) ist Reizbeantwortung für Frequenzen von 500-2500 schon mit 2/3PN möglich. Zu dieser Zeit sind bei *Felis* die Zellen des Cortischen Organs der Cochlea-Basis reif; mit 8PN ist ihre Genese bis zur 3. Windung, mit 14PN bis zum Apex abgeschlossen. Nach CHALOUPKA (1968) erfolgt bei *Rattus* (mit MAB in 4PN) die Beantwortung akustischer Reize mit 14PN, bei *Cavia cobaya* sofort nach Geburt. Für *Didelphis virginiana* mit Malleusablösung um 32PN tritt n. MC CLAIN (1939) Hören mit 50PN auf. In allen aufgeführten Fällen liegen Höreintritt und Augenöffnen nahe beisammen (Tabelle 13) während zu MAB ein beträchtlicher Abstand (*Rattus* 10 Tage) vorliegen kann.

2. *Sekundäres Kiefergelenk*

Die Morphogenese des SKG scheint schon in Eu-NH abgeschlossen; bei den meisten *Eutheria* sind zu dieser Zeit Discus articularis und doppelte Gelenkspalte vorhanden (Abb. 15). In einer Diskussion zum frühest möglichen Funktionseintritt muss ausser dem Zustand des Gelenkes an sich bei den Beutlern jener des mächtigen Lippenverschlusses und bei *Marsupialia* und *Eutheria* wohl auch die Länge des Meckelschen Knorpels beachtet werden. Während letzterer, vom Articulare abgesehen, n. VERSLUYS (1936) bei den *Reptilia* zeitlebens als knorpeliger Stab im Unterkiefer erkennbar ist, erfährt er bei den Säugern bereits früh in der Ontogenese eine Rückbildung. Sie geht der Malleusablösung voraus bei den *Monotremata (Tachyglossus aculeatus)* und *Marsupialia (Didelphis virginiana, Perameles, Macropus griseus)* sowohl als bei den *Eutheria*. Bei den mir bekannten Vertretern der dritten Gruppe setzt der Abbau schon zwischen VF und Eu-NH

ein. Von dem zum Os mentale verknöchernden Abschnitt abgesehen, wird kurz nach Lidverschluss der Meckelsche Knorpel rostral der Augen resorbiert (Abb. 18 b_2). Zur Zeit der obenerwähnten Trennung zwischen Malleus und MK-Rest ist die Rückbildung noch weiter fortgeschritten. Im Falle von *Mus musculus*, *Acomys cahirinus* und *Erinaceus europaeus* reicht der verbleibende Knorpelrest noch etwa bis zur Eintrittsstelle des $N.V_3$ ins Dentale (b_3). Bei der neugeborenen *Tupaia glis*, welche der Gestaltstufe MAB nähersteht als dem Stadium Eu-NH ist n. Angaben von SPATZ (1967) der MK noch von beachtlicher Ausdehnung.

Es seien im Rahmen dieses kurzen Gestaltvergleichs auch die Verhältnisse beim Menschen geschildert. Die Malleus-Ablösung wird von VINOGRADOFF (1910) für ein Stadium von 180 mm tête-siège (um 152 ET) beschrieben; MOFFETT (1957) gibt für einen 10 Wochen älteren Feten an, dass der MK „between the mandible and the skull" sehr ausgedünnt sei. Es dürfte aus diesen beiden Angaben hervorgehen, dass beim Menschen die für niedere Formen in MAB charakteristische Situation mit einem bis zum Foramen mandibulare reichenden Rest des MK während längerer Zeit fast unverändert beibehalten wird.

Bei den *Marsupialia* geschieht n. Angaben der Autoren etwas langsamere Rückbildung. *Perameles* von 23 mm Gesamtlänge und 10½ PN mit leicht überschrittener Organisation Eu-NH weist n. ESDAILE (1916) rostral lediglich einen kurzen Unterbruch des MK auf (a_1); bei einem Stadium von 35 mm Gesamtlänge und 17½ PN zerfällt der MK rostral in Einzelstücke (a_2). *Didelphis virginiana* von 31 PN hat n. McCLAIN (1939) einen MK, der sich im ganzen Verlauf in Abschnitte gliedert. Ein eigenes Stadium von *Didelphis sp.* von etwa 35 PN realisiert den in Abbildung 17 a_3 schematisch dargestellten Zustand. Der MK ist innerhalb des Goniale unterbrochen; ein Reststück reicht noch bis zur Anlage des letzten Molaren.

Funktionsbeginn des SKG bereits zur Zeit der Malleusablösung ist für *Tupaia glis* dokumentiert. Spontanes Fressen tritt hier mit 19 PN auf, das Augenöffnen liegt um 15/21 PN (SPRANKEL, 1961). Bei den übrigen in Tabelle 13 aufgeführten Beispielen findet sich erstes Fressen zum Teil bedeutend später als die Malleusablösung aber in manchen Fällen zur Zeit des Augenöffnens, wie die theoretischen Überlegungen zum Funktionseintritt dies erwarten lassen können (*Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, *Oryctolagus cuniculus*, *Mustela erminea*, *Felis domestica*). DIETERLEN (1961) erwähnt von *Mesocricetus auratus*, dass die Jungen unter günstigen Bedingungen ab 12/14 PN von der Mutter getrennt, d.i. selbständig fressend, weiterzuleben vermögen; das Augenöffnen ereignet sich bei 12 PN, die Malleusablösung fand hingegen schon 9 Tage früher statt.

TABELLE 14

Malleusablösung und Gliedmassenzustand

	Didelphis virginiana McCLAIN (1939), NESSLINGER (1956)	*Mus musculus* CURGY (1965)	*Rattus norvegicus* CURGY (1965)	*Mesocricetus auratus* BEATTY et al (1950)	*Sciurus vulgaris*	*Acomys cahirinus*	*Erinaceus europaeus*	*Echinops telfairi*	*Oryctolagus cuniculus*, falls MAB kurz n. Geburt	*Felis domestica* CURGY (1965)	*Mustela erminea*	*Procavia arborea* *	*Ovis aries* SCOTT (1951), CURGY (1965)	*Callithrix jacchus*	*Macaca ira*	*Gorilla gorilla* DENIKER (1886)	*Homo sapiens* RICHANY et al. (1954), CIUGY (1965)
Calcaneus ossifiziert	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+?	+	+	+	—	+
Talus ossifiziert	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+?	—	+	—	+	+
beginnende Verknöcherung der Carpalia	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Epiphysen-Ossifikation	—	+	—	—	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—		—

* Das untersuchte Stadium von *Procavia arborea* (104 mm SST) zeigt im Cavum tympani eine fortgeschrittenere Situation als die Fälle mit unmittelbar erfolgter Malleusablösung. Verknöcherung von Calcaneus und Talus ist somit nicht sicher auch schon in MAB realisiert.

b. *Weitere morphologische und physiologische Aspekte des Stadiums MAB*

Zur Zeit der Malleusablösung liegt ein bestimmter Extremitätenzustand vor (Tabelle 14), der wahrscheinlich nur deshalb nicht durchgehend ganz derselbe ist, weil bei höher cerebralisierten Formen die Gestaltprozesse sehr langsam ablaufen, so dass im Zeitpunkt der Malleus-Abtrennung erst ein Tarsus-Element mit einem Ossifikationszentrum versehen sein kann, während beim Zeitraffertempo der primitiven *Eutheria* der Verknöcherungskern des zweiten Elements bereits in Erscheinung tritt. Die Carpalia liegen noch knorpelig vor. Im Kopf ist die Ossifikation von Malleus und Incus fortgeschritten und die Ohrkapsel im Cochlea-Abschnitt verknöchert (Tabelle 3).

Ich habe früher erwähnt, dass die Integumententwicklung der *Eutheria* im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Tragzeitverlängerung eine Verschiebung erfährt dergestalt, dass zur Zeit der Geburt sicher ein verhorntes Periderm und ein Stratum granulosum vorliegt. Für Stadium MAB als Geburtssituation kann ich von den untersuchten Formen her sagen, dass immer (wenn auch in manchen Fällen sehr feine) Behaarung vorliegt. Angaben zur Fellentwicklung, die zugleich solche zur Entstehung der Temperaturregulation enthalten, werden in Tabelle 15 aufgeführt. PICHOTKA (1964) macht darauf aufmerksam, das Erreichen der Homoiothermie stehe in Beziehung der Entwicklung des ZNS, da ja die Tiere auch in den Besitz anderer Funktionen kämen, „die mit der histologisch nachweisbaren Reifung des Nervensystems zusammenhängen wie der koordinierten Bewegung, der Fähigkeit zu zittern u.a.". Die fast gleichzeitige Fertigstellung des Fells und Lösung des Lidverschlusses ist für die in Tabelle 15 dokumentierten Formen tatsächlich auffallend.

2. *Das Gestaltstadium MAB in der Phylogenese: Übergang vom Nesthocker zum Nestflüchter*

Wir definieren den Nestflüchter als eine Form, die mit offenen Augen zur Welt kommt; *Eutheria*, die vor Augenöffnen geboren werden, sind Nesthocker. Der phylogenetische Weg zum Nestflüchter besteht infolgedessen darin, dass der Fetus im Verlaufe einer stammesgeschichtlichen Tragzeitverlängerung so lange im Uterus zurückbehalten wird, dass bei Geburt die Augen eben offen sind. Es geschieht dabei die Einbeziehung der ursprünglich postnatal ablaufenden Entwicklungsprozesse in die intrauterine Phase in kleinen Schritten. Ich schliesse das aus dem je verschiedenen, jedoch geringfügig verschiedenen Ossifikationszustand von Nesthockern bei Geburt. Tabelle 12 zeigt uns einen kontinuierlichen Verknöcherungsfortschritt der Vertreter *Talpa*, *Mesocricetus*, *Mus*, *Tupaia*, *Echinops*. Wir können die Reihe nach Angaben von ALTNER (1969) vervollständigen mit *Microcebus murinus* und nach solchen von JOLLER (mdl.) für *Myotis myotis*, welche mit Ossifikationsbeginn im Carpus die Folge abschliesst.

TABELLE 15

Entwicklung der Temperaturregulation und des Integuments unter Berücksichtigung der Beutler Didelphis virginiana und Setonix brachyurus

	Temperaturregulation bei 1—10° vorhanden	Fell relativ vollständig	Augenöffnen
Didelphis virginiana	90/95 PN MORRISON (1962) 70 PN McCRADY (1938)	60 PN McCRADY (1938)	58 PN McCRADY (1938)
Setonix brachyurus	120 PN SHARMAN (1959)	130/145 PN SHARMAN (1959)	140 PN WARING (1955)
Mus musculus	20 PN SUMNER (1913) 24 PN PINCUS et al. (1933)	15 PN FREYE et al. (1960)	12 PN FREYE et al. (1960)
Clethrionomys rutilus	17 PN MORRISON (1954)	7/10 PN MORRISON (1954)	10/11 PN MORRISON (1954)
Rattus	18—30 PN BUCHANAN et al. (1947)	14/16 PN	14 PN ADDISON (1912)
Mesocricetus auratus	19/23 PN HISSA et al. (1964) i. WITTKE (1964)		12 PN MOHR (1954)
Lemmus lemmus	6/11 PN MOUNT (1959, 1962, 1964) i. WITTKE (1967)	11 PN	10/12 PN FRANK (1962)
Erinaceus europaeus	31 PN EISENTRAUT (1935)	20 PN HERTER (1933)	14 PN HERTER (1933)
Felis domestica	16 PN WOLBURG (1957)	12 PN	14 PN
Canis familiaris	21 PN JENSEN et al. (1955)		14 PN

Nun ist dieser Übergang zum Nestflüchter bei den einzelnen Formen verschieden hinsichtlich der notwendig werdenden stammesgeschichtlichen Tragzeitverlängerung, weil das Augenöffnen bei den einen einem frühen, bei den andern einem späten und wieder andern irgend einem intermediären Gestaltstadium zugeordnet sein kann. Am geringsten muss sie bei jenen *Eutheria* sein, bei welchen Lösung des Lidverschlusses und fortgeschrittene Hirnorganisation mit MAB zusammenfallen. Das ist zum Beispiel der Fall bei *Lepus europaeus*. (Künftige Bezeichnung solcher Formen: MAB-Nestflüchter).

Wir kommen so im Zusammenhang mit der Gestaltstufe MAB sowohl auf Fragen der verschiedenartigen Zuordnung von Gestalt- und Hirnstadien (2. Teil) wie auf zeitliche Aspekte (3. Teil) zu sprechen.

Zusammenfassung des 1. Teils

Die Evolution des Ontogenesetypus bei den *Eutheria* besteht in einer Veränderung der Gestalt- und Cerebralisationsmerkmale der Neonaten. Der vorliegende Teil beschäftigt sich vor allem mit den Gestaltabwandlungen, welche die Nesthocker auf ihrem stammesgeschichtlichen Weg zum Nestflüchter durchlaufen. Es ergeben sich folgende Feststellungen:

1. die meisten *Eutheria*-Nesthocker kommen mit einem fortgeschritteneren Gestaltzustand zur Welt als die *Marsupialia*. Sie durchlaufen aber intrauterin bei Lidverschluss ein Stadium, das hypothetisch als Geburtsstadium von *Proto-Eutheria* beschrieben wird; es zeigt mit seinen zeitlichen und gestaltlichen Besonderheiten an, dass die viviparen *Proto-Eutheria* eine Startperiode durchlaufen haben dürften, die jener der rezenten Beutler ähnlich ist.

2. Unter den rezenten *Eutheria*-Nesthockern gibt es eine ganze Skala von gestaltlich je fortgeschritteneren Neonaten; das spricht für eine kontinuierliche Veränderung der Gestaltkomponente im Ontogenesetypus. Nesthocker mit bei Geburt eben abgelöstem Malleus (und jene mit noch weiter differenzierter Gestalt) werden als Übergangsformen bezeichnet; es liegt in MAB nämlich eine Gestaltsituation vor, welche Aktualisierung von Nestflüchterverhalten ermöglicht, falls die Hirnentwicklung mit so grosser Geschwindigkeit abläuft, dass in MAB eine (durch das Augenöffnen nach aussen angezeigte) fortgeschrittene Hirnorganisation erreicht wird.

3. Die Evolution zum primitiven *Eutheria*-Nestflüchter erfolgt also in einer sukzessiven Verbesserung der Geburtsgestalt bis mindestens zur Organisation MAB.

Summary of part I

The evolution of the ontogenetic type in the Eutheria consists of a change in the morphological characters from body and brain of the newborn. The present part deals mainly with the body transformations in the newly born which the nidicoles have gone through on their evolutionary path to the nidifuge state. Following statements are made:

1. Most nidicolous Eutheria are born at a more advanced stage than the Marsupialia. During the period of joint eyelids they go through an intra-uterine stage that is hypothetically described as birth-stage of the Proto-Eutheria. With its chronological and morphological particularities, this stage shows that the viviparous Proto-Eutheria could have gone through a primary period resembling that of the recent Marsupialia.

2. Among the recent nidicolous Eutheria there are many degrees of more or less advanced birth-stages; this hints at a continous alteration of the morphological components in the ontogenesis type in this mind that a same species of Eutherians was born with successively more developed body organization. Those nidicoles with a detached malleus at birth: stage MAB (MAB = abreviation for the german notion Malleusablösung) (and those that are even more differentiated) are described as transition forms; a morphological situation exists in the MAB which allows the actualization of a nidifuge behavior, provided that the brain development is fast enough to reach a sufficient degree of organization (revealed outwardly by the opening of the eyes).

3. Evolution towards the primitive nidifuge Eutheria takes place by a gradual improvement of the body caracters at birth, up to at least the stage MAB degree of organization.

Résumé de la 1re partie

L'évolution du type ontogénique chez les Eutheria consiste en une modification des caractères morphologiques du corps et du cerveau des nouveau-nés. La présente partie traite avant tout de l'évolution des caractères du corps parcourue par les nidicoles sur leur voie phylogénétique pour aboutir aux nidifuges. Il en ressort les constatations suivantes:

1. La plupart des Eutheria nidicoles naissent à un stade de développement plus avancé que les Marsupialia. Au moment de la réalisation de la suture des paupières, ils passent par un stade intrautérin qui peut être hypothétiquement décrit comme étant le stade natal des Proto-Eutheria; il indique, tant par ses particularités morphologiques que chronologiques, que les Proto-Eutheria vivipares ont probablement du traverser une période primaire qui ressemble à celle des Marsupiaux récents.

2. Parmi les Eutheria nidicoles récents, on trouve une gamme entière de stades de développement chez les nouveau-nés; ce qui indiquerait une transformation continue des caractères morphologiques dans le type d'ontogenèse en ce sens qu'au cours de la phylogenèse une même espèce d'Euthériens naitra avec des caractères morphologiques toujours plus avancés. Les nidicoles à malleus détaché

à la naissance: stade MAB (MAB = abréviation pour l'expression allemande: Malleusablösung) (et ceux qui sont encore plus différenciés) sont désignés comme formes de transition; il existe en effet une situation morphologique dans ce stade, qui permet l'actualisation du comportement nidifuge, dans le cas où le développement de l'encéphale se déroule assez rapidement pour qu'une organisation avancée (indiquée à l'extérieur par l'ouverture des yeux) soit atteinte.

3. L'évolution vers l'Eutheria nidifuge primitif se produit donc par une amélioration graduelle de l'organisation morphologique du nouveau-né, au moins jusqu'au stade MAB.

LITERATUR

Adams, L. E. 1903. *A contribution to our knowledge of the mole Talpa europaea.* Mem. Manch. Lit. Phil. Soc. 47: 1-39.

— 1909. *Some notes on the breeding habits of the common mole.* Mem. Proc. Manch. Lit. Phil. Soc. 54: 1-9.

Addison, W. and H. How. 1921. *The development of the eyelids of the Albino Rat until the completion of disjunction.* Am. J. Anat. 29: 1—33.

Adolph, E. F. 1957. *Ontogeny of physiological regulations in the Rat.* Q. Rev. Biol. 32: 89-137.

Alcorn, J. R. 1940. *Life history notes on the piute Ground Squirrel.* J. Mammal. 21: 160-70.

Aldous, C. M. 1937. *Notes on the life history of the snowshoe hare (Lepus americanus).* J. Mammal. 18: 46-57.

Althaus, P. 1937. *Zur Ontogenie des Centetes-Gebisses.* Med. Dent. Diss., Bern.

Altner, G. 1968. *Histologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen zur Ontogenie und Phylogenie des Handskeletts von Tupaia glis (Diard 1820) und Microcebus murinus (J. F. Miller 1777).* Inaug. Diss., Univ. Giessen.

Angulo y Gonzalez, A. W. 1932. *The prenatal development of behavior in the albino rat.* J. comp. Neurol. 55: 395-432.

Anson, B., T. Bast and S. Richany. 1955. *The fetal and early postnatal development of the tympanic ring and related structures in man.* Ann. Otol. Rhinol. Lar. 64: 802-23.

Arnold, E. 1928. *Das Primordialcranium eines Pferdeembryos von 3,6 cm SSL.* Gegenb. morph. Jb. 60: 1—60.

Arsdel, W. C. van and H. H. Hillemann. 1951. *The ossification of the middle and internal ear of the golden hamster (Mesocricetus auratus).* Anat. Rec. 109: 673-89.

Asdell, S. A. 1964. *Patterns of Mammalian reproduction.* 2. ed. Cornell University Press, New York.

Ask, F. 1908. *Über die Entwicklung der Lidränder, der Tränenkarunkel und der Nickkhaut beim Menschen.* Anat. H. 36: 191-279.

Barcroft, J. 1926. *Some observations on genesis of somatic movements in sheep embryos.* J. Phys. Cambr. 87: 73-78.

— and D. H. Barron. 1937. *Movements in midfoetal life in sheep embryos.* J. Phys. Cambr. 87: 73-78.

— *Movement in the mammalian foetus.* Erg. Phys. 42: 107-52.

BAST, T. H. 1930. *Ossification of the otic capsule in human fetuses.* Carn. Inst. Wash. 21: 53-82.

BEACH, F. A. 1939. *Maternal behaviour of the pouchless marsupial Marmosa cinerea.* J. Mamml. 20: 315-21.

BEAUX, O. de. 1923. *Studien über neugeborene Säugetiere.* Zool. Jb. Abt. Syst. 47: 331-78.

— 1930. *Studi sui neonati dei Mammiferi: Il neonato di Bradypus tridactylus.* Arch. zool. ital. 14: 35-82.

BECK, E. 1940. *Morphogenie der Hirnrinde.* Erg. ser. 1. i. BUMKE FOERSTERS *Hdb. Neurol.*

BEER, G. R. de. 1929. *The development of the skull of the shrew.* Phil. Trans. R. S .Lond. B 217: 411-82.

— 1937. *The development of the vertebrate skull.* Oxford. 1937.

— and J. H. WOODGER. 1930. *The early development of the skull of the rabbit.* Phil. Trans. R. S. Lond. B. 218: 373-414.

BELLMER, E. H. 1963. *The time of embryonic fusion of the malleus and incus of the guinea pig.* Am. Midl. Nat. 69: 426-34.

BEYERLEIN, L., H. H. HILLEMANN and C. van ARSDEL. 1951. *Ossification and calcification from postnatal day eight to the adult condition in the golden hamster.* Anat. Rec. 111: 49-61.

BLAIR, F. W. 1941. *Observations on the life history of Baiomys taylori subater.* J. Mamm. 22: 378-83.

BLECHSCHMIDT, E. 1960. *Die vorgeburtlichen Entwicklungsstadien des Menschen.* Karger, Basel.

— 1963. *Der menschliche Embryo.* Schattauer, Stuttgart.

BOEKER, H. 1932. *Beobachtungen und Untersuchungen an Säugetieren während einer biologisch-anatomischen Forschungsreise nach Brasilien.* Morph. Jb. 70: 1-66.

BOLK, L. 1911. *Zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Lippen.* Anat. H. 44: 227-72.

— 1926. *Vergleichende Untersuchungen an einem Fetus eines Gorillas und eines Schimpansen.* Z. Anat. Entwgesch. 81: 1-89.

BORN, G. 1893. *Die Entwicklung der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Dammes bei den Säugetieren.* Erg. Anat. Entwgesch. 3: 490-516.

BOSSY, J. et L. GAILLARD. 1963. *Les vestiges ligamentaires du cartilage de Meckel.* Acta anat. 52: 282-90.

BOVY, J. 1929. *Recherches sur le corps de Wolff et l'origine des connexions urogénitales chez la Souris.* Arch. Biol. 34: 139-74.

BOYER, C. 1948. *Development of the golden hamster Cricetus auratus, with special reference to the major circulatory channels.* J. Morph. 82: 1-38.

— 1953. *Chronology of development for the golden hamster.* J. Morph. 92: 1-39.

BOZZA, A. 1926. *Contributo alla conoszenza dello sviluppo delle palpebre e del sacco congiuntivale.* Arch. ital. Anat. Embr. 23: 675-90.

BRAUER, A. 1910a. *Über Embryonen des afrikanischen Rhinoceros* Sber. Nat. Freunde Berlin: 389-90.

— 1910b. *Kurze Mitteilung über einen Embryo des afrikanischen Elefanten.* Sber. Nat. Freunde Berlin. 273-74, 307.

BREMER, J. L. 1916. *The interrelationship of the mesonephros, kidney and placenta in different classes of mammals.* Am. J. Anat. 19: 263-90.

BROADBOOKS, H. E. 1952. *Nest and behavior of a short-tailed shrew, Cryptotis parva.* J. Mammal. 33: 241-43.

Brockmann, A. W. 1942. *Wirbelsäule und Becken menschlicher Keimlinge in der Zeit des zweiten Embryonalmonats.* Morph. Jb. 87: 370-438.

Broek, A. J. P. van den. 1911. *Zur Kasuistik junger menschlicher Embryonen.* Anat. H. 44: 275-304.

Broman, I. 1899. *Die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen.* Anat. H. 11:

— 1919. *Über die Entwicklung und den Bau des Extremitätenskeletts der Robben nebst Bemerkungen über die Entstehung von Hypo- und Hyperphalangie bei den Säugetieren im allgemeinen.* Zool. 8.

Bruce, J. 1901/02. *Notes on the Wolffian body of higher Mammals.* Am. J. Anat. 1: 245-59.

Bruce, H. M. and E. Hindle. 1934. *The golden hamster Cricetus auratus Waterhouse. Notes on its breeding and growth.* Proc. Zool. Soc. Lond. 361.

Buchanan, A. R. and R. M. Hill. 1947. *Temperature regulation in albino rats correlated with determination of myelin density in the hypothalamus.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 66: 602.

Burkl, W. und G. Politzer. 1952. *Über die genetischen Beziehungen des Müllerschen Ganges zum Wolffschen Gang beim Menschen.* Z. Anat. Entgesch. 116: 552-72.

Burlet, H. M. de. 1913. *Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels II. Das Primordialcranium eines Embryo von Phocaena communis vòn 92 mm.* Morph. Jb. 47: 645-76.

— 1914. *Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels III. Das Primordialcranium eines Embryo von Balaenoptera rostrata (105 mm).* Morph. Jb. 48: 119-78.

— 1916. *IV. Über das Primordialcranium eines Embryo von Lagenorhynchus albirostris.* Morph. Jb. 49: 393-406.

— 1917. *V. Zusammenfassung des über den Knorpelschädel der Wale mitgeteilten.* Morph. Jb. 50: 1-18.

Carlens, O. 1927. *Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung des Extremitätenskeletts beim Pferd und Rind.* Morph. Jb. 58: 153-96; 368-430.

— 1928. *Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung des Beckenskeletts beim Pferd und Rind.* Morph. Jb. 60: 323-58.

Conaway, C. H. 1958. *Maintenance, reproduction and growth of the least Shrew in captivity (Cryptotis parva).* J. Mamm. 39: 507-12.

Chaloupka, Z., J. Zahlava, J. Myslivecek and J. Hassmannova. 1958. *Development of functional abilities of the auditory system. In: Ontogenesis of the Brain.* pp. 387-93. Charles Univ., Prague.

Curgy, J. J. 1965. *Apparition et soudure des points d'ossification des membres dans la série des Mammifères.* Mém. Mus. nat. Hist. nat. Paris. A. Zool. 32: 173-307.

Dathe, H. 1961 *a. Bemerkungen zur Aufzucht von Brillenbären, Tremarctos ornatus (Cuv.) im Tierpark Berlin.* Zool. Gart. N. F. 34: 105-133.

— 1961 *b. Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie des Braunbären Ursus arctos* L. Zoll. Gart. 25.

— 1966. *Einige Bemerkungen zur Zucht des Malaienbären Helarctos malayanus.* Zool. Gart. 32: 193-98.

Dejean, Ch., F. Hervouet, G. Leplat. 1958. *L'Embryologie de l'œil et sa tératologie.* Masson, Paris.

DAVIES, J. 1951. *Nephric development in the sheep with reference to the problem of the ruminant pronephros.* J. Anat. Cambr. 85: 6-11.

— 1952 *a. The anatomy of a twenty-two millimetre embryo of the african Rhinoceros (Rhinoceros bicornis).* Proc. zool. Soc. Lond. 122: 593-611.

— 1952 *b. Correlated anatomical and histochemical studies on the mesonephros and placenta of the sheep.* Am. J. Anat. 108: 263-290.

DIETERLEN, F. 1961. *Beiträge zur Biologie der Stachelmaus Acomys cahirinus dimidiatus.* Z. Säugetierk. 26: 1-13.

— 1963. *Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese von Stachelmaus (Acomys cahirinus) und Wanderratte (Rattus norvegicus). Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren.* Z. Säugetierk. 28: 193-227.

— 1965. *Von der Lebensweise und dem Verhalten der Felsenmaus, Apodemus mystacinus (Dandford+Alston 1877) nebst Beiträgen zur vergleichenden Ethologie der Gattung Apodemus.* Säugetierk. Mitt. 13: 152-61.

DITTRICH, L. 1961. *Zur Werfzeit des Eisbären (Ursus maritimus).* Säugetierk. Mitt. 9: 12-15.

DREWS, M. 1934. *Über Ossifikationsvorgänge am Katzen- und Hundeschädel.* Morph. Jb. 73: 185-237.

EALES, N. B. 1925. *External features, skin and temporal gland of a foetal african elephant.* Proc. zool. Soc. Lond.: 445-56.

— 1926. *The anatomy of the head of a foetal african elephant, Elephas africanus (Loxodonta africana).* Trans. R. Soc. Edinb.: 491-551.

— 1928. *The anatomy of a foetal african elephant, Elephas africanus (Loxodonta africana), the body muscles.* Trans. R. Soc. Edinb.: 609-42.

— 1950. *The skull of the foetal Narwhal Monodon monoceros L.* Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 235: 1-33.

EAST, E. W. 1931. *An anatomical study of the initiation of movement in rat embryos.* Anat. Rec. Phil. 50: 201-19.

EIBL-EIBESFELDT, I. 1950 *a. Über die Jugendentwicklung des Verhaltens eines männlichen Dachses (Meles meles L.) unter besonderer Berücksichtigung des Spieles.* Z. Tierpsychol. 7: 327-55.

— 1950 *b. Beiträge zur Biologie der Haus- und der Ährenmaus nebst einigen Beobachtungen an andern Nagern.* Z. Tierpsychol. 7: 558-87.

— 1951. *Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung der Eichhörnchen (Sciurus vulgaris).* Zs. Tierpsychol. 8: 370-400.

EISENBERG, J. and N. MECKENHIRN. 1967. *The reproduction and rearing of tenrecoid insectivores in captivity.* Int. zool. Yearb. 8: 106-110.

ELLINGSON, R. J. and R. C. WILCOTT. 1960. *Development of evoked responses in the visual and auditory cortexes of kittens.* J. Neurophys. 23: 363-75.

ENCKE, W. 1965. *Aufzucht von Borstengürteltieren, Chaetophractus villosus.* Zool. Gart. 31: 88-90.

ESDAILLE, P. C. 1916. *On the structure and development of the skull and laryngeal cartilages of Perameles with notes on the cranial nerves.* Phil. Trans. B. 207: 439-79.

EVERSMANN, I. 1954. *Hormonale Regulierung bei der Nestbautätigkeit weisser Mäuse.* Ann. Univ. Sarav. 287-98.

EWETSKY, T. 1879. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges.* Arch. Augenheilk. 8: 305-56.

FAWCETT, E. 1910. *Description of a reconstruction of the head of a thirty-milimetre embryo.* J. Anat. Phys. 44: 303-311.

FAWCETT, E. 1917 *a. The primordial cranium of Poecilophoca Weddelli (Weddells seal) at the 27 mm C. R. length.* J. Anat. 52: 412-41.

— 1917 *b. The primordial cranium of Erinaceus europaeus.* J. Anat. 52: 211-50.

— 1919. *The primordial cranium of Miniopterus Schreibersi at the 17 milimetre total length stage.* J. Anat. Phys. 53.

— 1921. *The primordial cranium of Tatusia novemcincta as determined by sections and models of the embryos of 12 mm and 17 mm C. R. length.* J. Anat. 55: 187-217.

— 1923. *The primordial cranium of Xerus (Spiny squirrel) at the 17 and 19 mm stages.* J. Anat. 57: 221-37.

FEIN, J. 1903. *Die Verklebungen im Bereiche des embryonalen Kehlkopfs.* Arch. Laryng. 15: 94-113.

FERNANDEZ, M. 1909. *Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere.* Geg. Morph. Jb. 39: 302-34.

— 1915. *Über einige Entwicklungsstadien des Peludo (Dasypus villosus) und ihre Beziehung zum Problem der spezifischen Polyembryonie des Genus Tatusia.* Anat. Anz. 48: 305-27.

FINDLAY, G. H. 1944. *The development of the auditory ossicles in the elephant shrew, the tenrec and the golden mole.* Proc. zool. Soc. Lond. 114: 91-99.

FISCHER, E. 1903. *Bau und Entwicklung des Carpus und Tarsus von Hyrax.* Jena. Z. Natur. w. 37.

FITZGERALD, A. 1935. *Rearing marmosets in captivity.* J. Mamm. 16: 181-91.

FLUX, J. 1967. *Reproduction and body weights of the hare Lepus europaeus Pallas in New Zealand.* N. Z. J. Sci. 10: 357-401.

FRANK, F. 1962. *Zur Biologie des Berglemmings.* Z. Morph. Oekol. Tiere 51: 87-164.

FRASER, E. A. 1920. *The pronephros and early development of the mesonephros in the cat.* J. Anat. Lond. 54: 287-304.

FRETS, G. P. 1911/14. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Embryologie der Nase der Primaten.* III. *Die Regio ethmoidalis des Primordialcraniums mit Deckknochen von einigen Catarrhinen, Prosimiae und dem Menschen.* Morph. Jb. 44: 409-64, 45: 557-726, 48: 239-79.

FREY, H. 1911. *Vergleichend-anatomische Studien über die Hammer-Amboss-Verbindung der Säuger.* Anat. H. 44: 365-454.

FRICK, H. und U. HECKMANN. 1955. *Ein Beitrag zur Morphogenese des Kaninchenschädels.* Acta anat. 24: 268-314.

GABÉ, M. 1967. *Le tégument et ses annexes.* Traité Zool. 16: 1-233.

GÄTZI, V. 1969. *Ossifikation der Extremitäten des Kaninchens (Oryctolagus cuniculus).* Rev. suisse Zool. 76: 383-86.

GAUNT, W. A. 1961. *The development of the molar pattern of the golden hamster (Mesocricetus auratus W.) together with a reassessment of the molar pattern of the mouse (Mus musculus).* Acta anat. 45: 219-51.

— 1961. *The growth of the teeth and jaws in the golden hamster.* Acta anat. 47: 301-27.

GERSH, I. 1937. *The correlation of structure and function in the developing mesonephros and metanephros.* Contr. embryol. Nr. 153: 35-58.

GINGLINGER und C. KAISER. 1929. *Etablissement de la thermorégulation chez les homéothermes au cours du développement.* Ann. Physiol. biol. 5: 710-58.

GODET, R. 1949. *Recherches d'anatomie, d'embryologie normale et expérimentale sur l'appareil génital de la taupe.* Bull. Biol. Fr. Belg. 83: 25-111.

GOEPPERT, E. 1901. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen.* Sem.zool. Forschr. 3/1: 537-632.

GOULD, E. and I. F. EISENBERG. 1966. *Notes on the biology of the Tenrecidae.* J. Mamm. 47: 660-86.

GRANGE, W. B. 1932. *Observations on the snowshoe hare, Lepus americanus phaenotus Allen.* J. Mamm. 13: 1-19.

GRAVES, A. P. 1945. *Development of the golden hamster Cricetus auratus Waterhouse during the first nine days.* Am. J. anat. 77: 219-52.

GRAY, I. E. 1868. *Notes on the foetus of an Elephant and of a Hippopotamus in the collection of the British Museum.* Proc. zool. Scc. Lond: 491-92.

GREGORY, P. W. 1930. *The early embryology of the rabbit.* Carn Inst. Wash. 125: 141-68.

GROENBERG, G. 1901. *Die Ontogenese eines niedren Säugerhirns nach Untersuchungen an Erinaceus europaeus.* Zool. Jb. Abt. 1/15: 261-384.

GROSSER, O. und R. ORTMANN. 1966. *Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Springer. Berlin.

GUIEYSSE-PELLISSIER, A. 1937. *Etude de la disjonction des paupières de la jeune souris blanche.* Bull. Histol. appl. 14: 73-79.

HALL, V. E. and G. N. PIERCE. 1934. *Litter size, birth weight and growth to weaning in the cat.* Anat. Rec. 60: 111.

HALLER, G. 1922. *Über den Gaumen der amnioten Wirbeltiere. II. Über den Gaumen der Säugetiere.* Z. ges. Anat. Abt. 1, 64: 1-40.

HAMILTON, W. J. 1929. *Breeding habits of the short-tailed shrew Blarina brevicauda.* J. Mamm. 10: 125-39.

— 1944. *The biology of the little short-tailed shrew Cryptotis parva.* J. Mammal. 25: 1-7.

— 1956. *The early development of the golden hamster (Cricetus auratus).* J. Anat. 90: 395-416.

HANSON, J. R., B. J. ANSON, E. M. STRICKLAND. 1962. *Branchial sources of the auditory ossicles in man: II. Observations of embryonic stapes from 7 to 28 mm.* Arch. otolar. 76: 200-215.

HARE, W. C. D. 1961. *The ages at which the centers of ossification appear roentgenographically in the limb bones of the dog.* Am. J. vet. res. 22: 825-35.

HARMAN, M. and M. PRICKETT. 1931. *The development of the external form of the Guinea-Pig (Cavia cobaya) between the ages of eleven days and twenty days of gestation.* Am. J. Anat. 49: 335-73.

— 1932. *The development of the external form of the Guinea-Pig (Cavia cobaya) between the ages of 21 days and 35 days of gestation.* J. Morph. 54: 493-515.

HARMAN, M. and O. B. SAFFRY. 1934. *The skeletal development of the anterior limb of the Guinea-Pig (Cavia cobaya Cuv.) from the 25 day-embryo to the 161-day postnatal Guinea-Pig.* Am. J. Anat. 54: 315-31.

HASSELWANDET, A. 1903. *Untersuchungen über die Ossifikation des menschlichen Fuss-Skeletts.* Z. Morph. Anthr. 5: 438-508.

HEAPE, W. 1883. *Development of the mole.* Q. J. microsc. Sci. 23: 157-74.

HEDIGER, H. 1944. *Die Jugendentwicklung des Hamsters (Cricetus cricetus L.)* Ciba. Z. 93: 3327-3328.

HEIDT, G. A., M. K. PETERSEN, G. L. KIRKLAND. 1968. *Mating behaviour and development of least weasels (Mustela nivalis).* J. Mamm. 49: 413-19.

HENCKEL, K. O. 1927 *a*. *Das Primordialkranium der Halbaffen und die Abstammung der höheren Primaten*. Verh. anat. Ges. Jena 36: 108-15.

— 1927 *b*. *Zur Entwicklungsgeschichte des Halbaffenschädels*. Z. Morph. Anthr. 26: 365-83.

— 1928 *a*. *Das Primordialcranium von Tupaia und der Ursprung der Primaten*. Z. Anat. Entw gesch. 86: 204-27.

— 1928 *b*. *Studien über das Primordialkranium und die Stammesgeschichte der Primaten*. Morph. Jb. 59: 105-78.

— 1929 *a*. *Beiträge zur Entwicklung der Primatenhand*. I. *Zur Entwicklung der Makakenhand*. Morph. Jb. 61: 43-78.

— 1929 *b*. *Die Entwicklung des Schädels von Galeopithecus temminckii Waterh. und ihre Bedeutung für die stammesgeschichtliche und systematische Stellung der Galeopithecidae*. Morph. Jb. 62: 179-202.

— 1930. *Zur Entwicklungsgeschichte des Fuss-Skeletts von Tarsius spectrum* L. Morph. Jb. 64: 636-50.

HENNEBERG, B. 1937. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wanderratte (Rattus norvegicus)*. Jena.

HERTER, K. 1933 *a*. *Gefangenschaftsbeobachtungen an europäischen Igeln*. I. Zool. Jb. Syst. 65: 65-98.

— 1933 *b*. *Gefangenschaftsbeobachtungen an europäischen Igeln II*. Z. Säugetierk. 8: 195-218.

HESS, A. 1921. *Die Entwicklung des Lides beim Hausschwein*. Diss. med. vet. Zürich.

HESSER, C. 1926. *Beitrag zur Kenntnis der Gelenkentwicklung beim Menschen*. Morph. Jb. 55: 489-567.

HEUSER, C. H. and G. B. WISLOCKI. 1935. *Early development of the sloth (Bradypus griseus) and its similiarity to that of man*. Carn. Inst. Publ. 459: 1-13.

HEUSER, C. H. and G. L. STREETER. 1941. *Development of the macaque embryo*. Contr. Embryol. 29: 15-55.

HEUSER, C. H. and C. GILBERT. 1954. *Studies on the development of the baboon (Papio urinus). A description of two presomite and two late somite stage embryos*. Contr. Embryol. 35: 11-54.

HEUSER, C. H. and G. W. CORNER. 1957. *Developmental horizons in human embryos. Description of age group X, 4 to 12 somites*. Contr. Embryol. 36: 29-39.

HIGGINBOTHAM, A. S. and W. E. KOON. 1955. *Temperature regulation in the virginia opossum*. Am. J. Phys. 181: 69-71.

HILL, A. H. 1939. *Fetal age assessment by centers of ossification*. Am. J. Phys. Anthrop. 24: 251-72.

HILL, J. P. 1932. *The developmental history of the Primates*. Phil. Trans. Lond. 221 B: 45-178.

— R. H. BURNE. 1922. *The fetal membranes and placentation of Chiromys madagascariensis (with an appendix on the external characters of the foetus by R. I. POCOCK)*. Proc. zool. Soc. Lond: 1145-70.

HILL, J. P. and M. TRIBE. 1924. *The early embryology of the cat (Felis domestica)*. Q. J. microsc. Sci. 68: 513-602.

HILL, W. C. O. 1937. *The prenatal development of the grey langur, Semnopithecus priam thersites*. Spolia zeyl. 20: 211-51.

HINTZSCHE, E. 1940. *Über Beziehungen zwischen Placentarbau, Urniere und Allantois (nach Untersuchungen an Microcebus murinus und an Centetidae)*. Z. mikr. anat. Forsch. 48: 54-107.

HISSA, R. 1968. *Postnatal development of thermoregulation in the Norvegian Lemming and the Golden Hamster.*

HIS, W. 1880/85. *Anatomie menschlicher Embryonen.* Leipzig.

HJELMANN, G. 1946. *Über die Embryonalentwicklung der Lungen des Ziesels (Citellus citellus).* Comment. biol. 9: 1-26.

HJORTSJÖ, C. H. 1960. *Aspects of gestation period and fetal development.* Forh. k. fysiogr. Sällsk. Lund 30: 71-78.

HOCHSTETTER, F. 1953. *Über die Entwicklung der Formverhältnisse des menschlichen Antlitzes.* Denkschr. Akad. Wien, Math: natw. Kl. 109: 1-26.

— 1954. *Wann beginnt bei menschlichen Keimlingen die Absonderungstätigkeit der Nieren.* Oest. Akad. Wiss. math. natw. Kl. 109,6: 1-6.

HONEGGER, R. E. und W. NOTH. 1966. *Beobachtungen bei der Aufzucht von Igeltanreks, Echinops telfairi Martin.* Zool. Beitr. 12: 191-218.

HONIGMANN, H. 1915. *Das Primordialkranium von Megaptera nodosa.* Anat. Anz. 48: 113-27.

— 1917. *Bau und Entwicklung des Knorpelschädels vom Buckelwal.* Zoologica 69: 1-85.

HOWES, G. B. 1889. *Rabbit with an intra-narial epiglottis, with a suggestion concerning the phylogeny of the mammalian respiratory apparatus.* J. Anat. Lond. 23: 263-72.

Additional observations upon the intra-narial epiglottis. ibid.: 587-97.

HOYTE, D. A. N. 1961. *The postnatal growth of the ear capsule in the rabbit.* Am. J. Anat. 108: 1-16.

HUBRECHT, AA. W. und F. KEIBEL. 1907. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Koboldmaki (Tarsius spectrum) und des Plumplori (Nycticebus tardigradus).* Jena.

HUISMAN, F. J. und D. de LANGE. 1937. *Tabellarische Übersichten der Entwicklung von Manis javanica Desm. Ontogenese der Wirbeltiere in Übersichten.* Ooshoek, Utrecht.

INGLES, L. G. 1941. *Natural history observations on the audubon cottontail.* J. Mamm. 22: 227-50.

INOUYE, M. 1912. *Die Entwicklung des sekundären Gaumens einiger Säugetiere.* Anat. H. 46: 104-81.

JACKSON, C. M. 1909. *On the prenatal growth of the human body and the relative growth of the various organs and parts.* Am. J. Anat. 9: 119-65.

— 1913. *Postnatal growth and variability of the body and of the various organs of the albino rat.* Am. J. Anat. 15: 1-68.

JAKOBFEUERBORN, H. 1908. *Die intrauterine Ausbildung der äusseren Körperform des Igels (Erinaceus europaeus L.) mit Berücksichtigung der Entwicklung der inneren Organe.* Z. wiss. Zool. 91: 382-420.

JENKINSON, J. W. 1911. *The development of the ear bones in the mouse.* J. Quart. Phys. 45: 315-17.

JENSEN, C. and H. E. EDERSTROM. 1955. *Development of temperature regulation in the dog.* Am. J. Phys. 183: 340-44.

JONES, C. 1967. *Growth, development and wing loading in the evening bat Nycticebus humeralis (Rafinesque).* J. Mammal. 48: 1-19.

JOST, A. 1948. *Recherches sur la différentiation sexuelle de l'embryon lapin.* Thèse, Paris.

— 1959. *Développement des foetus, accouchement et allaitement des rattes castrées en fin de gestation.* Arch. Anat. microsc. exp. 48: 133-140.

KAHLE, W. 1969. *Die Entwicklung der menschlichen Grosshirnhemisphäre.* Schriftenreihe Neurol. Bd. 1: 1-115. Springer, Heidelberg.

KALLIUS, E. 1897. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kehlkopfes.* Anat. H. 9: 303-63.

KAHLMANN, H. und O. VON FRISCH. 1952. *Über die Beziehungen von Muttertier und Nestling bei kleinen Säugetieren.* Experientia 8: 221-23.

KANAN, C. V. 1959. *A study of the development of the auditory capsule of the chondrocranium of Ovis orientalis Gmelin.* Acta morph. neerl. scand. 2A: 353-64.

KEIBEL, F. 1906. *Die äussere Körperform und der Entwicklungsgrad der Organe bei Affenembryonen. Studien über Menschenaffen. Entwicklung und Schädelbau.* 9. Aufl., pp. 549-617.

— 1911. *Modelle eines Menschenfetus und zweier Affenfeten.* Anat. Anz. 38: 15.

— 1922. *Zur Entwicklungsgeschichte einer Grossfledermaus (Cynopterus marginatus).* Arch. mikr. Anat. 96: 528.

— und C. ELZE. 1908. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Leipzig.

KEIBEL, F. und F. P. MALL. 1910. *Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Leipzig.

KEIL, R. 1906. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges vom Schwein mit besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der fetalen Augenspalte.* Anat. H. 32: 1-87.

KERNAN, J. D. 1916. *The chondrocranium of a 20 mm human embryo.* J. Morph. 27.

KIESSELBACH, A. 1952. *Der physiologische Nabelbruch.* Ergebn. Anat. Entw. Gesch.-34: 83-143.

KIMEL, C. M. and F. KAVALIER. 1951. *Biochemical and physiological differentiation during morphogenesis.* J. comp. Neurol. 94: 257-65.

KINDAHL, M. 1941. *Die Entwicklung des Carpus und Tarsus bei Elephantulus myurus Johnstoni.* Z. mikr. anat. Forsch. Leipz. 50: 173-189. *Untersuchung einiger Entwicklungsstadien der Hand und des Fusses von Erianceus europaeus :* 458-64.

— 1942. *Einige Mitteilungen über die Entwicklung der Hand und des Fusses bei Talpa europaea.* Z. mikr. anat. Forsch. Leipz. 52: 267-73. *Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Extremitätenskeletts bei Centetes ecaudatus und Ericulus setosus*: 322-333.

— 1948. *The embryonic development of the hand and the foot of Eremitalpa (Chrysochloris) granti BROOM.* C. R. Congr. intern. Zool. Paris: 334-37. Acta zool. Stockholm 30: 133-52.

— 1957. *On the development of the tooth in Tupaia javanica.* Acta zool. 10: 463-79.

— 1959. *Some aspects of the tooth development in Soricidae.* Acta odont. Scand. 17: 203-37.

— 1959. *The tooth development in Erinaceus europaeus.* Acta odont. Scand. 17: 467-89.

KOBLICK, H. 1929. *Beiträge zur Entwicklung der Primatenhand.* II. *Zur Entwicklung der Hand von Lemur catta.* Morph. Jb. 61: 452-56.

KOENIG, L. 1960. *Das Aktionssystem des Siebenschläfers (Glis glis L.)* Z. Tierpsychyl. 17: 427-505.

KÖRNER, F. 1939. *Über die Muskularisierung des Zwerchfells.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 109: 282-92.

KOIKE, K. 1924. *Die Herausbildung der äusseren Körperform und der Entwicklungsgrad der Organe bei einer javanischen Kleinfledermaus (Scotophilus temminckii)*. Z. Anat. Entw.-Gesch. 72: 510-44.

KOLIMANN, J. 1892. *Affenembryonen aus Sumatra und Ceylon*. Anat. Anz. 7: 335.

KOLLER, G. 1952. *Der Nestbau der weissen Maus und seine hormonale Auslösung*. Verh. dt. zool. Ges. Freib. 1952: 160-68.

KOSTJAN, E. J. 1934. *Eisbären und ihr Wachstum*. Zool. Gart. N. F. 7: 157-64.

KÜKENTHAL, W. 1889. *Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren*. Denkschr. med. natw. Ges. Jena III.

— 1895. *Über Rudimente von Hinterflossen bei Embryonen von Walen*. Anat. Anz. 10.

— 1897. *Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen*. Zool. Forschr. Austr. 4: 1-75.

— 1914. *Untersuchungen an Walen*. Jena Z. Naturw. 51: 1-122.

KÜPFER, M. und H. R. SCHINZ. 1923. *Beiträge zur Kenntnis der Skelettbildung bei domestizierten Säugetieren aufgrund röntgenologischer Untersuchungen*. Denkschr. schweiz. naturf. Ges. 59: 1-133.

— 1931. *Beiträge zum Modus der Ossifikationsvorgänge in der Anlage des Extremitätenskeletts bei den Equiden*. Denkschr. schweiz. naturf. Ges. 67: 1-352.

LANGE, D. de und H. F. NIERSTRASZ. 1932. *Tabellarische Übersicht der Entwicklung von Tupaia javanica Horsf.* Inst. intern. Embr., Utrecht.

LANGWORTHY, O. 1927 *a*. *Correlated physiological and morphological studies of the development of electrically responsive areas in the cerebral cortex of the opossum*. Contr. Embryol. 103: 151-75.

— 1927 *b*. *Histological development of cerebral motor areas in young kittens correlated with their physiological reaction to electrical stimulation*. Contr. Embryol. 104: 179-207.

— 1929. *A correlated study of the development of reflex activity in fetal and young kittens and the myelinization of tracts in the nervous system*. Contr. Embryol. 20: 127-71.

LATIMER, H. B. 1951. *The growth of the kidneys and the bladder in the fetal dog*. Anat. Rec. 109: 1-12.

LECHE, W. 1890. *Zur Charakteristik der extra-uterinen Entwicklung der Beuteltiere*. Verh. biol. Ver. Stockh. 2: 112-16.

LEICHTENTRITT, B. 1919. *Die Wärmeregulation neugeborener Säugetiere und Vögel*. Z. Biol. 69: 545-63.

LEIMGRUBER, C. 1939. *Le crâne primordial d'un embryon de Centetes ecaudatus*. Biomorph. 1: 545-85.

LEITCH, I., F. E. HYTTEN and G. B. BILLEWITZ. 1959. *The maternal and neonatal weights of some Mammalia*. Proc. zool. Soc. Lond. 133: 11-17.

LEJOUR, M-JEANTY. 1965. *Etude morphologique et cytochimique du développement du palais primaire chez le rat (complétée par des observations chez le lapin et l'homme)*. Arch. Biol. Liège 76: 97-168.

LESBRE, F. X. 1897. *Contribution à l'étude de l'ossification du squelette des mammifères domestiques*. Ann. Soc. agr. Lyon 5: 1-106.

LIMBERGER, R. 1925. *Beitrag zur Darstellung des Knorpelschädels vom Pferd*. Morph. Jb. 55: 240-69.

LINDAHL, P. E. 1948. *Über die Entwicklung und Morphologie des Chondrocraniums von Procavia capensis PALL*. Acta zool. Stockh. 29: 282-374.

LIPPMANN, R. von. 1940. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Vagina und des Hymen.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 110: 264-99.

LÖHLE, B. 1913. *Die Bildung des Gaumens bei Cavia cobaya.* Morph. Jb. 46: 595-654.

LORENZ, G. F. 1927. *Über Ontogenese und Phylogenese der Tupaia-Hand.* Morph. Jb. 58: 431-40.

LOW, A. 1910. *Further observations on the ossification of the human lower jaw.* J. Anat. Phys. 44: 83-93.

LUDWIG, E. 1949. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Nachniere.* Acta anat. 8: 1-17.

— 1950. *Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Nierenbeckens.* Acta anat. 11: 120-45.

— 1957. *Embryologische Beobachtungen an den Harnorganen der Maus und des Goldhamsters.* Acta anat. 29: 1-19.

LUDWIG, K. S. 1965. *Über die Beziehungen der Kloakenmembran zum Septum urorectale bei menschlichen Embryonen von 9 bis 33 mm SSL.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 124: 401-13.

LUGG, D. J. 1966. *Annual cycle of the weddell seal in the Vestfold Hills Antarctica.* J. Mammal. 47: 317-22.

MACKLIN, C. C. 1921. *The skull of a human foetus of 43 mm greatest length.* Contr. Embryol. 10: 59-103.

MALL, F. P. 1906. *On ossification centers in human embryos less than 100 days old.* Am. J. Anat. 5:

MANGOLD-WIRZ, K. 1966. *Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien.* Acta anat. 63: 449-508.

MARTIN, B. E. 1916. *Tooth development in Dasypus novemcinctus.* J. Morph. 27: 647-91.

MARTIN, R. 1963. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese (Cavia cobaya Schreb. und Rattus norvegicus Exleben).* Rev. suisse Zool. 69: 617-727.

MARTY, R. 1962. *Développement post-natal des réponses sensorielles du cortex cérébral chez le chat et le lapin.* Arch. Anat. microsc. exp. 51: 129-252.

MARTIN, R. D. 1968. *Reproduction and ontogeny in tree-shrews (Tupaia belangeri) with reference to their general behaviour and taxonomic relationships.* Z. Tierpsychol. 25: 409-95.

MATTHES, E. 1912. *Zur Entwicklung des Kopfskelettes der Sirenen.* I. *Die Regio ethmoidalis des Primordialcraniums von Manatus latirostris.* Jena. Z. Naturwiss. 48.

— 1921. *Zur Kenntnis des Knorpelschädels von Halicore dugong.* Zool. Anz. 52: 139-51.

MCCLAIN, J. 1939. *The development of the auditory ossicles of the opossum (Didelphis virginiana).* J. Morph. 64: 211-66.

MCCRADY, J. E. 1938. *The embryology of the opossum.* Am. Anat. Mem. 16: 1-226.

MEAD, C. 1909. *The chondrocranium of an embryo pig, Sus scrofa.* Am. J. Anat. 9: 157-210.

MERKEL, C. L. 1857. *Über den Sinus piriformis. Stimm- und Sprachorgane.* Leipzig.

MINOT, C. S. und E. TAYLOR. 1905. *Normentafeln zur Entwicklung der Wirbeltiere: Oryctolagus cuniculus.* Fischer, Jena.

MOFFET, B. 1957. *The prenatal development of the human temporomandibular joint.* Contr. Embryol. 36: 19-28.

MOHR, E. 1933. *Die postembryonale Entwicklung von Talpa europaea.* Vidensk. Medd. dansk. naturh. Foren. 94: 249-72.

— 1952. *Die postnatale Gebiss-Entwicklung einiger Nagetiere.* Zool. Anz. 148: 193-99.

— 1954. *Die freilebenden Nagetiere Deutschlands.* Jena.

MOREAU, M.-G. 1963. *Organogenèse et différentiation sexuelle du tubercle génital de foetus de Rat.* Arch. Anat. microsc. Morph. gén. 52: 409-28.

MORRIS, B. 1961. *Some observations on the breading season of the hedgehog and the handling and rearing of the young.* Proc. zool. Soc. Lond. 136: 201-206.

MORRISON, P. R., F. A. RYSER and R. L. STRECKER. 1954. *Growth and development of temperature regulation in the tundra redback vole (Clethrionomys rutilus dawsoni).* J. Mamm. 35: 376-86.

MORRISON, P. and J. H. PETAJAN. 1962. *The development of temperature regulation in the opossum Didelphis marsupialis virginiana.* Physiol. Zool. 35: 52-65.

MORRISON, P. R. 1946. *Temperature regulation in Central America opossum.* J. Cell. comp. Phys. 27: 125-37.

MUGGIA, G. 1931. *Der Knorpelschädel eines Pferdeembryos.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 95: 297-325.

MÜLLER, F. 1967. *Zum Vergleich der Ontogenesen von Didelphis virginiana und Mesocricetus auratus.* Rev. suisse Zool. 74: 607-13.

— 1968 *a. Zur Phylogenese des sekundären Kiefergelenks.* Rev. suisse Zool. 75: 373-414.

— 1968 *b. Die transitorischen Verschlüsse in der postnatalen Entwicklung der Marsupialia.* Acta anat. 71: 581-624.

— 1968 *c. Methodische Gesichtspunkte zum Studium der Evolution der Säuger-Ontogenesetypen.* Rev. suisse Zool. 75: 630-43.

— 1969 *a. Zur frühen Evolution der Säuger-Ontogenesetypen.* Acta anat. 74: 297-488.

— 1969 *b. Zum Verhältnis von Körperentwicklung und Cerebralisation in Ontogenese und Phylogenese der Säuger.* Verh. Basl. Natf. Ges. 80: 1-31.

— 1969 *c. Zur Phylogenese des sekundären Kiefergelenks: Zeugniswert diarthognather Fossilien im Lichte neuer ontogenetischer Befunde.* Rev. suisse Zool. 76: 710-15.

MÜLLER, H. 1951. *Zur Biologie von Hermelin (Mustela erminea) und Mauswiesel (Mustela nivalis).* Rev. suisse Zool. 58: 421-27.

— 1954. *Zur Fortpflanzungsbiologie des Hermelins (Mustela erminea)* Rev. suisse Zool. 61: 451-53.

MÜNTER, H. 1914. *Beschreibung der äusseren Körperform von Embryonen der Species Centetes ecaudatus nebst einem Beitrage zur Kenntnis der Igelstachel-Entwicklung.* Reise i. Ostafr. VOELTZKOW 4/4: 417-35.

NAPIER, J. R. and P. H. NAPIER. 1967. *A handbook of living Primates. Morphology, ecology and behaviour of nonhuman primates.* Acad. Press, London.

NAUCK, E. T. 1928. *Die Bildung der primären Mundhöhlenseitenwand.* Morph. Jb. 59: 1-40.

— 1929. *Beiträge zur Kenntnis des Skeletts der paarigen Gliedmassen der Wirbeltiere. VI. Das Schlüsselbein der Säugetiere und die Coracoprocoracoidplatte.* Morph. Jb. 62: 203-43.

— 1942. *Zur Lageentwicklung des Kehlkopfes.* Morph. Jb. 87: 536-65.

NESSLINGER, C. L. 1956. *Ossification centers and skeletal development in the postnatal virginia opossum.* J. Mamm. 37: 382-94.

NEWFANG, D. M. 1947. *Sex differentiation in the nine-banded armadillo Dasypus novemcinctus.* J. Morph. 81: 283-315.

NEWMAN, H. H. and J. T. PATTERSON. 1910. *The development of the nine-banded armadillo, from the primitive streak to birth, with especial reference to the question of specific polyembryony.* J. Morph. 21: 359-423.

NOBACK, C. R. 1944. *The developmental anatomy of the human osseous skeleton during the embryonic, fetal and circumfetal periods.* Anat. Rec. 88: 91-125.

NOORDENBOS, W. 1905. *Über die Entwicklung des Chondrocraniums der Säugetiere.* Petrus. Camper Deel 3: 368-430.

NUSBAUM, J. 1896. *Zur Entwicklungsgeschichte des Gaumens, der Stenonschen und Jacobsonschen Kanäle und der Hypophyse beim Hunde.* Anz. Akad. Wiss. Krak.: 148-153.

OLIVIER, G. et H. PINEAU. 1958. *Croissance prénatale comparée du macaque et de l'homme.* C. R. Séanc. Acad. Sci. Paris 246: 1292-94.

OLMSTEAD, M. P. 1911. *Das Primordialcranium eines Hundeembryos.* Anat. H. 43: 339-74.

O-RAHILLY, R., D. J. GRAY and E. GARDNER. 1957. *Chondrification of staged human embryos.* Contr. Embryol. 36: 183-192.

ORR, R. T. 1942. *Observations on the growth of young brush rabbits.* J. Mamm. 23: 298-302.

OTIS, E. M. and R. BRENT. 1954. *Equivalent ages in mouse and human embryos.* Anat. Rec. 120: 33-64.

PARKER, W. K. 1885. *On the structure and development of the skull in the Mammalia.* Phil. Trans. 176: 121-276.

PENSA, A. 1913. *Observations sur l'ossification de la mandibule chez l'homme.* C. R. Assoc. anat. Lausanne.

PETER, K. 1906. *Die Entwicklung des Geruchorganes und des Jacobsonschen Organes in der Reihe der Wirbeltiere. Hdb. Entw.-Gesch. d. Wirbeltiere* (HERTWIG, Jena), II, 2.

PETRI, C. 1935. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Skelettentwicklung der Säuger.* Vjschr. schweiz. natforsch. Ges. 80: 157-240.

PETTER, G. 1962. *Les rapports de la mandibule et de la chaîne des osselets chez le nouveau-né de Poecilictis libyca.* Mammalia 26: 506-11.

PICHOTKA, J. 1960. *Die Beziehung zwischen Körpertemperatur und Stoffwechselgrösse bei neugeborenen Nagern.* Pflügers. Arch. ges. Physiol. 272: 26-27.

— 1964. *Chemische Temperaturregulation bei neugeborenen Mäusen.* Helgol. wiss. Meeresunters. 9: 274-84.

PINCUS, STERNE, ENZMANN, 1933. *The development of temperature regulation in the mouse.* Proc. Nat. Acad. Sci. 19: 729-33.

PINTHUS, B. 1955. *Ein Beitrag zur Entwicklung der Nasenhöhlen und des Gaumens bei menschlichen Embryonen von 13 bis 37 mm SST.* Diss., Zürich.

POHLMANN, E. H. 1910. *Die embryonale Metamorphose der Physiognomie und der Mundhöhle des Katzenkopfes.* Morph. Jb. 41: 615-80.

POLITZER, G. 1931. *Über die Entwicklung des Dammes beim Menschen.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 95: 734-68.

— 1932. *Die Ergebnisse einer Untersuchung über die Entwicklung des Dammes beim Menschen.* Zbl. Gynäk. 56 (I), 579-85.

— 1934. *Über die Entwicklung des Dammes bei den Säugetieren.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 95: 734-68.

— 1932. *Die Ergebnisse einer Untersuchung über die Entwicklung des Dammes beim Menschen.* Zbl. Gynäk. 56 (I), 579-85.

— 1934. *Über die Entwicklung des Dammes bei den Säugetieren.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 102: 690-709.

— 1954. *Zur Frühentwicklung des Müllerschen Ganges beim Menschen.* Anat. Anz. 100: 32-36.

PORTMANN A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta Biotheor. 1: 59-90.

— 1938. *Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem. I. Die Ausbildung der Keimblase, II. Zahl der Jungen, Tragzeit und Ausbildungsgrad der Jungen bei der Geburt.* Bio-Morphosis 1: 49-66, 109-126.

— 1951. *Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger.* Rev. suisse Zool. 54: 427-34.

— 1959. *Die Entwicklungsperiode vom 11-bis 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln.* Nat. forsch. Ges. Zürich 104: 200-207.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Med. Grundl. forsch. Stuttgart.

— 1965. *Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren.* Rev. suisse Zool. 72: 658-66.

— 1970. *La cérébralisation des Mammifères.* Traité Zool. 16., i. Druck.

PSENNER, H. 1940. *Beobachtungen an einem gefangenen grossen Wiesel, Mustela erminea* L. Zool. Gast. 12: 315-22.

PÜTTER, A. 1901. *Das Auge der Wassersäugetiere.* Inaug. Diss. Breslau.

PUJOL, R. and R. MARTIY. 1968. *Structural and physiological relationships of the maturing auditory system.* In: Ontogenesis of the Brain: 377-85. Charles Univ., Prague.

RAMASWAMI, L. S. 1957. *The development of the skull in the slender Loris, Loris tardigradus Lydekkeranus Cabr.* Acta Zool. 38: 27-68.

REINBACH, W. 1952. *Zur Entwicklung des Primordialcraniums von Dasypus novemcinctus.* Z. Morph. Anthr. 44: 375-444.

— 1953. *Zur Entwicklung des Primordialcraniums von Dasypus novemcinctus II.* Z. Morph. Anthrop. 45: 1-72.

— 1965. *Das Cranium eines menschlichen Feten von 93 mm Scheitel-Steiss-Länge.* Z. Anat. Entw.-Gesch.: 124: 1-50.

— 1967. *Über einen Rest des Parasphenoids beim Menschen.* Z. Anat. EntwGesch. 126: 49-54.

REINHARD, W. 1958. *Das Cranium eines 33 mm langen Embryos des Mantelpavians Papio hamadryas.* Z Anat. Entw.-Gesch. 120: 427-55.

REITER, A. 1942. *Die Frühentwicklung der menschlichen Wirbelsäule I. Die Frühentwicklung der Brustwirbelsäule.* Z. Anat. EntwGesch. 112: 185-220.

RICHANY, S., T. BAST and B. ANSON. 1954. *The development and adult structure of the malleus, incus and stapes.* Ann. Otol. Rhinol. 63: 394-434.

RICHARDSON, W. B. 1942. *Ring-tailed cats (Bassariscus astutus): their growth and development.* J. Mamm. 23: 17-26.

— 1943. *Wood rats (Neotoma albigula): their growth and development.* J. Mamm. 24: 130-143.

RICKENMANN, E. 1957. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie insbesondere des Beckens bei Catarrhinen.* Acta anat., Suppl. 27: 3-118.

RIDEWOOD, W. G. 1922. *Observations on the skull in foetal specimens of Whales of the genera Megaptera and Balaenoptera.* Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 211: 209-72.

ROLAND, E. J. 1934. *Morfogenesi dell'orechhio esterno.* Ric. Morf. 13: 1-64.

ROSHAN, P. D. H., H. S. N. GREEN and HU. CH'UAN-K'UEI. 1953. *Observations on the gestation period of the rabbit.* J. exp. Zool. 72: 195-212.

ROTH, H. 1964. *Angaben über Tremarctos ornatus.* Zool. Gart. NF: 29: 107-129.

ROUX, G. H. 1947. *The cranial development of certain ethiopian Insectivores and its bearing on the mutual affinities of the group.* Acta Zool. 28: 165-393.

RUDOLPHI, A. 1828. *Über den Embryo der Affen und einiger anderer Säugetiere*. Abh. Akad. Wiss. Phys. Kl. Berlin: 35-42.

RYSGAARD, I. 1952. *Ursula, Björnungens Dagbog*. Zool. Gart. NF 17: 65.

SAKURAI, T. 1906. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Rehes (Cervus capreolus)*. Jena.

SCHAEFFER, H. 1932. *Ossifikationsvorgänge im Gliedmassenskelett der Hauskatze*. Morph. Jb. 70: 548-600.

— 1934. *Die Ossifikation im Gliedmassenskelett des Hundes*. Morph. Jb. 74: 472-514.

SCHINZ, H. R. 1937. *Ossifikationsstudien beim neugeborenen Schwein und beim neugeborenen Tapir*. Viertjschr. natf. Ges. Zürich 82: 21-44.

— 1965. *Drei weitere Beispiele für Nestflüchter und Nesthocker*. Fortschr. Röntg. str. Nukl. med. 102: 212-13.

SCHINZ, H. R. und R. ZANGERL. 1937. *Beiträge zur Osteogenese des Knochensystems beim Haushuhn, bei der Haustaube und beim Haubensteissfuss*. Denkschr. schweiz. Ges. Naturw. 77: 117-65.

SCHLIEMANN, H. 1966. *Cranium von Canis lupus*. Morph. Jb. 109: 502-600.

SCHLOTT, M. 1950. *Zur Kenntnis der Jugendentwicklung des Baribals*. Zool. Gart. N. F. 15: 40-44.

— 1956. *Notizen zur Kenntnis der Jugendentwicklung von Cercopithecus callitrichus*. I. Geoffr. Zool. Gart. N.F. 21: 270-74.

SCHMIDT-EHRENBERG, E. C. 1942. *Die Embryogenese des Extremitätenskeletts der Säugetiere*. Diss., Zürich.

SCHMIDT, V. 1910. *Zur Entwicklung des Kehlkopfes und der Luftröhre bei den Wirbeltieren*. Anat. Anz. 35: 473-78.

SCHNEEBELI, S. 1958. *Zur Anatomie des Hundes im Welpenalter: Form und Grössenverhältnisse innerer Organe*. Diss., Zürich.

SCHNEIDER, O. 1938. *Der Pharynx des Neugeborenen und seine Beziehung zur Mund- und Nasenhöhle*. Z. Anat. Entw. Gesch. 109: 230-44.

SCHNEIDER, P. P. 1935. *Über die Primitiv -Entwicklung der Nase in der Reihe der Wirbeltiere*. Z. Anat. Entw. Gesch. 104: 61-79.

SCHNEIDER, R. 1955. *Zur Entwicklung des Chondrocraniums von Bradypus*. Morph. Jb. 95: 209-301.

SCHOOLEY, J. P. 1934. *Early development in some Sciuridae*. J. Morph. Phil. 56: 477-512.

SCHORR, G. 1908. *Zur Entwicklungsgeschichte des sekundären Gaumens bei einigen Säugetieren und beim Menschen*. Anat. H. 36: 69-106.

SCHREIBER, K. 1916. *Zur Entwicklungeschichte des Walschädels*. Zool. Jb. Anat. 39: 201-36.

SCHULTE, H. von. 1918. *Anatomy of a foetus of Balaenoptera borealis*. Mem. Am. Mus. nat. Hist. 1: 389-502.

SCHULTZ, A. H. 1921. *Fetuses of the guiana howling monkey*. Zoologia N. Y. 3: 243-62.

— 1924. *Observations on Colobus fetuses*. Bull. Am. Mus. nat. Hist. 49: 443-57.

— 1925. *Embryological evidence of the evolution of man*. J. Wash. Acad. Sci. 15: 247-63.

— 1926. *Fetal growth of man and other primates*. Q. Rev. Biol. 1: 465-521.

— 1933 *a*. *The fetus of an Orang-Utan*. Rep. Lab. Mus. comp. Path. Zool. Soc. Philad. 61: 28-37.

— 1933 *b*. *Chimpanzee fetuses*. Am. J. Phys. Anthrop. Phil. 18: 61-79.

— 1937. *Fetal growth and development of the Rhesus Monkey*. Contr. Embryol. 479: 71-98.

SCHULTZ, A. 1940. *Growth and development of the chimpanzee.* Contr. Embryol. 28, 518: 1-63.

— 1942. *Growth and development of the proboscis monkey.* Bull. Mus. comp. Zool. 89: 279-314.

— 1948. *The number of young at birth and the number of nipples in primates.* Am. J. phys. Anthrop. 6: 1-24.

— 1949. *Ontogenetic specialisations of man.* Arch. Julius Klaus-Stift 24: 197-216.

SCOTT J. H. 1951. *The development of joints concerned with early* jaw movements in the sheep. J. Anat. Lond. 85: 36-43.

SCOTT, J. P. 1937. *The embryology of the guinea pig.* Am. J. Anat. 60: 397-432.

SELENKA, E. 1892. *Affen Ostindiens.* Stud. Entw.-Gesch. Tiere, 5, Wiesbaden.

— 1899. *Menschenaffen 7. Studien über Entwicklung und Schädelbau.* III. *Entwicklung des Gibbon (Hylobates und Siamang).* pp. 165-172. Wiesbaden.

— 1902. *Menschenaffen. Zur vergleichenden Keimesgeschichte der Primaten.* pp. 329-72. Wiesbaden.

SHAPIRO, H. H. 1930. *Growth and time correlations between ossification centers in the long bones and calcification centers in the mandibular dentition of the cat.* Int. J. Orthodontia oral surg. radiogr. 16: 690-702.

SHARMAN, G. B. 1959. *Evolution of marsupials.* Austr. J. Sci. 22.

SHIKINAMI, J. 1926. *Detailed form of the wolffian body in human embryos of the first eight weeks.* Contr. Embryol. 93: 51-61.

SITT, W. 1943. *Zur Morphologie des Primordialcraniums und des Osteocraniums eines Embryos von Rhinolophus rouxii von 15 mm SST.* Morph. Jb. 88: 268-342.

SLEPZOV, M. M. 1940. *Development of the osteocranium of the Odontocti during ontogenesis and phylogenesis.* C. R. Acad. Sci. URSS 28: 363-66.

SLIJPER, E. J. 1960. *Die Geburt der Säugetiere. Hdb. Zool., Kükenthal* 9: 1-108.

SMETS, G. 1885. *Notes sur la tête d'un foetus de Balaenoptera sibbaldii (Gray).* Ann. Soc. Sci. Brux. 9: 187-204.

SÖLLER, L. 1931. *Über den Bau und die Entwicklung des Kehlkopfs bei Krokodiliern (Caiman) und Marsupialiern (Didelphis).* Morph. Jb. 68: 493-541.

SOULIÉ, A. 1905. *Sur les premiers stades du développement de l'œil de la Taupe.* Bibliogr. anat.: 12-17.

— et E. BARDIER. 1907. *Recherches sur le développement du larynx.* J. Anat. Physiol. 43: 137-240.

— et C. BONNE. 1907. *Sur les premiers stades du développement du larynx chez la Taupe (Talpa europaea).* C. R. Ass. anat. Nancy: 12-17.

— 1909. *Recherches sur le développement du larynx chez la taupe.* J. Anat. Physiol. 45: 122-75.

SOBOTTA, J. 1913. *Über eineiige Zwillinge des Menschen und die Polyembryonie bei den Gürteltieren.* Würzb. Sber. phys. Ges. 87-94.

SPARK, C. and A. B. DAWSON. 1928. *The order and time of appearance of centers of ossification in the fore and hind limbs of the albino rat, with special reference to the possible influence of the sex factor.* Am. J. Anat. 41: 411-45.

SPATZ, W. B. 1964. *Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese des Cranium von Tupaia glis DIARD 1820.* Morph. Jb. 106: 321-416.

— 1967. *Die Ontogenese der Cartilago Meckeli und der Symphysis mandibularis bei Tupaia glis DIARD 1820. Die distale Verknöcherung des Meckelschen*

Knorpels als funktionelle Anpassung an den Saugakt. Fol. primatol. 6: 180-203.

Sprankel, H. 1959. *Fortpflanzung von Tupaia glis DIARD 1820 (Tupaiidae, Prosimiae) in Gefangenschaft.* Naturw. 46: 338.

— 1960. *Zucht von Tupaia glis DIARD 1820 (Tupaiidae, Prosimiae) in Genfangenschaft.* Naturw. 47: 213-15.

— 1961. *Über Verhaltensweisen und Zucht von Tupaia glis (DIARD 1820 in Gefangenschaft.* Z. wiss. Zool. 165: 186-220.

Stadelmann, F. 1916. *Die sogenannten Gaumenfortsätze und die Umlagerung des Gaumens. Kritische Studien an Embryonen des Schafes (Ovis aries) und des Schweines (Sus domestica) und an einem Hund-Embryo mit Lippenkiefergaumenspalte.* Morph. Jb. 50: 115-65.

Starck, D. 1940. *Über die rudimentären Zahnanlagen und einige weitere Besonderheiten der Mundhöhle von Manis javanica. DESM.* Anat. Anz. 89: 305-15.

— 1941. *Zur Morphologie des Primordialcraniums von Manis javanica* Morph. Jb. 86: 1-122.

— 1942. *Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Chiropterencraniums. Das Chondrocranium von Pteropus semindus.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 112: 588-633.

— 1952. *Form und Formbildung der Schädelbasis der Chiroptera.* Verh. anat. Ges. Jena 50: 114-21.

— 1953. *Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugetierschädels.* Z. wiss. Zool. 157: 169-219.

— 1956. *Über den Reifegrad neugeborener Ursiden im Vergleich mit andern Carnivoren.* Säugetierk. Mitt. 4: 21-27.

— 1959. *Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere.* Hdb. Zool. Kükenthal 8: 1-276.

— 1960. *Das Cranium eines Schimpansenfetus (Pan troglodytes Blumenbach 1799) von 71 mm SST nebst Bemerkungen über die Körperform von Schimpansenfeten (Ein Beitrag zur Kenntnis des Primatencraniums II).* Morph. Jb. 100: 559-647.

— 1962. *Das Cranium von Propithecus spec. (Prosimiae, Lemuriformes, Indriidae). Beiträge zur Kenntnis des Primaten-Craniums. III.* Bibl. primatol.: 163-96.

— 1965. *Embryologie, ein Lehrbuch auf allgemein biologischer Grundlage.* Thieme, Stuttgart.

— 1967. *Le crâne des Mammifères.* Traité zool. 16: 405-549, 1094-1102.

Stein, G. H. W. 1950. *Zur Biologie des Maulwurfs, Talpa europaea* L. Bonner zool. Beitr. 1: 97-116.

Steinemann, P. 1966. Zool Gart. N. F. 32: 129-145.

Streeter, G. L. 1920. *Weight, sitting heigth, head size, foot length and menstrual age of the human embryo.* Contr. Embryol. 11, 274: 143-170.

— 1942. *Developmental horizons in human embryos. Description of age group XI: 13 to 20 somites and age group XII: 21 to 29 somites.* Contr. Embryol. 30: 213-45.

— 1945. *Developmental horizons in human embryos. Description of age group XIV, period of indentation of the lens vesicle.* Contr. Embryol. 31: 29-63.

— 1951. *Developmental horizons in human embryos. Description of age groups XIX, XX, XXI, XXII, XXIII.* Contr. Embryol. 34: 166-85.

STRONG, R. M. 1925. *The order, time and rate of ossification of the albino rat (Mus norvegicus albinus) skeleton.* Am. J. A. nat. 26: 315-55.

STRUTHERS, P. H. 1927. *The prenatal skull of the canadian porcupine (Erethizon dorsatus).* J. Morph. Phil. 44: 127-216.

SWINDLER, D. R., T. W. JENKINS and A. W. WEISS. 1968. *Biology of the howler monkey (Alouatta caraya). IV. Fetal growth and development.* Bibl. primatol. 7: 26-47.

TABER, F. W. 1945. *Contribution on the life history and ecology of the nine-banded armadillo.* J. Mamm. 26: 211-26.

TERRY, R. J. 1917. *The primordial cranium of the cat.* J. Morph. 29: 281-433.

THENIUS, E. und H. HOFER. 1960. *Stammesgeschichte der Säugetiere.* Springer, Berlin.

THENIUS, E. 1967. *Die Herkunft der Säugetiere.* Naturw. Med. 4: 39-54.

TIMS, M. 1908. *Tooth-vestiges and associated mouth-parts in the Manidae.* J. Anat. Phys. 42: 375-87.

TOEPLITZ, C. 1920. *Bau und Entwicklung des Knorpelschädels von Didelphis marsupialis.* Zoologica 70: 1-84.

TOIVONEN, S. 1947. *Über die Entwicklung der Vor- und Urniere beim Kaninchen.* Ann. Acad. Sci. fenn. Biol. 8: 1-27.

TOLDT, K. 1908. *Röntgenogramme von kleinen Säugetieren.* Verh. zool. bot. Ges. Wien 58: 234-36.

— 1913. *Über die äussere Körpergestalt eines Fetus von Elephas maximus L.* Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-natw. Kl. 90: 259-300.

— 1914. *Über den Wert der äusserlichen Untersuchung fortgeschrittener Entwicklungsstadien von Säugetieren.* Verh. zool. bot. Ges. Wien 64: 1-35, 176-209.

— 1915. *Äusserliche Untersuchung eines neugebroenen Hippopotamus amphibius L. mit besonderer Berücksichtigung des Integuments und Bemerkungen über die fetalen Formen der Zehenspitzenbekleidung bei Säugetieren.* Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-natw. Kl. 92: 653-707.

TORREY, T. W. 1943. *The development of the urinogenitalsystem of the albino rat.* Am. J. Anat. 72: 113-48.

TOURNEUX, F. 1888. *Sur les premiers développements du cloaque du tubercule génital et de l'anus chez l'embryon de mouton.* J. Anat. physiol. 24: 503-17.

TRINCHESE, S. 1870. *Descrizione di un feto di Organ-Utan.* Ann. Mus. civ. Storia nat. Genova 1: 9-46.

URSING, B. 1932. *Über Entwicklung und Bau des Hand- und Fuss-Skeletts bei Bradypus tridactylus.* Acta Univ. Lund. 28: 1-108.

— 1934. *Untersuchungen über Entwicklung und Bau des Hand- und Fuss-Skeletts bei Mammalia. Procavia daemon.* Morph. Jb. 55.

VILAS, E. 1933. *Über die Entwicklung des Müllerschen Hügels und des Hymen beim Menschen.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 101: 752-67.

VOIT, M. 1909. *Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen.* Anat. H. 38: 425-616.

VÖLKDER, O. 1922. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Ziesels (Spermophilus citellus).* Jena.

WACHNITZ L. 1939. *Vorübergehender epithelialer Nasenverschluss bei Säugerembryonen.* Acta biol. Latvica. 9: 25-68.

WAGENEN, G. van and C. W. ASLING. 1958. *Roentgenographic estimation of bone age in the Rhesus Monkey (Macaca mulatta).* Am. J. Anat. 103: 163-85.

WAGENEN, G. 1964. *Ossification in the fetal monkey (Macaca mulatta). Estimation of age and progress of gestation by roentgenography.* Am. J. Anat. 114: 107-32.

WALKER, E. 1964. *Mammals of the world.* Baltimore.

WARREN, K. B. 1955. *The mammalian fetus: physiological aspects of development.* Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol. 19: 1-225.

WATERMAN, A. J. 1943. *Studies of normal development of the New Zealand white strain of rabbit. 1 oogenesis, 2 external morphology of the embryo.* Am. J. Anat. Phil.: 473-515.

WEBER, R. 1949. *Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten.* Rev. suisse Zool. 57: 16-108.

WEBER, S. 1897. *Zur Entwicklungsgeschichte des uropoetischen Apparats bei Säugern.* Diss., Jena.

WEGNER, M. 1912. *Mund- und Rachenverhältnisse bei neugeborenen Carnivoren im Vergleich zum erwachsenen, mit besonderer Berücksichtigung der physiologischen Vorgänge, die sich bei der Atmung und der Nahrungsaufnahme abspielen.* Arch. Naturgesch. Abt. A 1: 1-26.

WELLER, G. L. 1933. *Development of the thyroid, parathyroid and thymus glands in man.* Contr. Embr. 24, 141: 95-139.

WENIG, J. 1923. *Die Entwicklung des sekundären Gaumens der Säuger.* Morph. Jb. 52: 303-26.

WESSEL, M. 1967. *Untersuchungen zum Genitalzyklus der Hausmaus Mus musculus L. 1758 und Entwurf einer Normentafel der Embryonalentwicklung.* Zool. Jb. Anat. 84: 375-424.

WETTSTEIN, O. 1920. *Aeussere morphologische Unterschiede zwischen Feten von Elephas africanus und E. maximus.* Ark. Zool. 13: 1-15.

WHITNEY, E. G. 1951. *The development of the carpal bones in the bat.* J. Morph. 89: 409-22.

WIEDERSHEIM, R. 1901. *Beiträge zur Kenntnis der äusseren Nase von Semnopithecus nasicus.* Z. Morph. Anthrop. 300-350.

WILSON, C. W. 1914. *Development and histology of the integument fo the nine-banded armadillo (Tatusia novemcincta).* Bull. Univ. Texas Austr. Sci. 36:756.

WILTSCHKE, H. 1960. *Über eine Erweiterung des Wolffschen Ganges und der Nierenanlage durch Fehlen der Ausmündung in die Kloake und über die Sekretion der Urniere.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 121: 536-49.

WINDLE, W. F. and A. M. GRIFFIN. 1931. *Observations on embryonic and fetal movements of the cat.* J. comp. Neurol. Phys. 52: 149-88.

WIRZ, K. 1950. *Zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren.* Diss., Basel.

WISLOCKI, G. B. 1927. *On the placentation of the tridactyl slooth (Bradypus griseus) with a description of the characters of the fetus.* Contr. Embryol. 19:

— 1930. *On an unusual placental form in the Hyracoidea; its bearing on the theory of the phylogeny of the placenta.* Contr. Embryol. 407: 83-95.

— and O. P. van der WESTHUYSEN. 1940. *The placentation of Procavia capensis, with a discussion of the placental affinities of the Hyracoidea.* Contr. Embryol. 28. 171: 66-88.

WISSMER, A. 1927. *Le développement et l'organisation statique de la mandible fœtale chez l'homme.* Arch. Anat. Histol. Embriol. 7: 335-426.

WITSCHI, E. 1962. *Growth including reproduction and morphological development. VII. Prenatal vertebrate development.* Fed. Am. Soc. exp. Biol., Washington.

WITTKE, G. 1967. *Wärmehaushalt der Säugetiere und Vögel.* Fortschr. Zool. 18: 301-36.

WOLBURG, I. 1957. *Über die Entwicklung der Temperaturregulation bei Jungsäugern.* Zool. Anz., Suppl. 20: 79-85.

WOOD, N. and L. WRAGG. 1967. *The premaxilla: embryological evidence that it does not exist in man.* Anat. Rec. 158: 485-90.

WRIGHT, H. M., C. W. ASLING, H. L. DOUGHERTY, N. M. NELSON and H. M. EVANS. 1958. *Prenatal development of the skeleton in Long-Evans rats.* Anat. Rec. 130: 659-72.

WUNDER, W. von. 1937. *Brutpflege und Nestbau bei Säugetieren.* Ergebn. Biol. 14.

YOKOH, Y. 1967. *Development of the palate in man.* Acta anat. 68: 1-8.

ZIEHEN, T. 1905. *Morphogenie des Centralnervensystems der Säugetiere.* In: HERTWIG, O. *Hbd. der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.* 2: 389-92.

— 1904. *Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier: 3. Teil Zur Entwicklungsgeschichte des Centralnervensystems von Echidna hystrix.* Zool. Forsch. r. Austr. 3, 2: 229-96.

ZIETZSCHMANN, O. 1919. *Beiträge zum Bau und zur Entwicklung von Hautorganen bei Säugetieren.* Anat. Anz. 52: 332-49.

— 1924. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Haustiere.* Berlin.

ZUCKERMAN, S. 1952. *The breeding seasons of mammals in captivity.* Proc. zool. Soc. Lond. 122: 827-950.

Tome 79, fasc. 1, n° 2 : 99-145 — Mars 1972

Les Coléoptères Aculagnathides

par

Claude BESUCHET
Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 62 figures dans le texte.

INTRODUCTION

Les Aculagnathides sont bien caractérisés par leurs pièces buccales du type piqueur-suceur, adaptation tout à fait extraordinaire et unique dans l'orde des Coléoptères.

Le genre *Aculagnathus* et la famille *Aculagnathidae* ont été décrits par OKE (1932: 22) pour une petite espèce myrmécophile trouvée dans l'état de Victoria, près de Melbourne.

En 1965, M. R. Mussard de Genève a récolté à Ceylan, dans des tamisages de débris végétaux, 7 exemplaires d'un Coléoptère que j'ai pu identifier, grâce à l'aide fortuite du Dr R. W. Taylor de Canberra, comme étant un Aculagnathide. Puis j'ai reçu du Dr D. H. Murphy de Singapour 2 spécimens de Malaisie d'une troisième espèce. Enfin mon collègue I. Löbl et moi-même avons récolté au cours de notre mission entomologique à Ceylan (12. I au 18. II. 1970) 132 Aculagnathides appartenant à quatre espèces.

Grâce à ce matériel, j'ai pu étudier en détail la morphologie de ces très curieux Coléoptères, ce qui m'a permis de découvrir leurs affinités et de constater l'identité presque complète des genres *Aculagnathus* et *Cautomus*, ce dernier décrit par SHARP (1885: 82) pour une espèce du Japon. J'ai enfin jugé nécessaire et utile, pour compléter ce travail, de reviser toutes les espèces connues des genres *Aculagnathus* et *Cautomus* (1 de l'Australie; 1 du Japon, 1 de l'Inde méridionale, 3 de Sumatra et 1 de Java) et d'étudier les matériaux de différentes collections.

MORPHOLOGIE DES ACULAGNATHIDES

Les seules données morphologiques publiées se trouvent dans le petit travail d'OKE (1932: 22-24; fig. 1-6) et dans les diagnoses de BRITTON (1970: 594; fig. 30.80 A) pour la famille des *Aculagnathidae* et de HINTON (1942: 143; fig. 7-8) pour le genre *Cautomus ;* elles sont très incomplètes, même pour les pièces buccales.

Forme générale plus ou moins allongée et convexe. Longueur comprise entre 1,05 et 4,0 mm. Coloration d'un brun rougeâtre ou noirâtre. Téguments très chitinisés, ponctués, parsemés de soies dressées, simples, barbelées ou renflées en massue.

Tête (fig. 1, 2 et 17) prognathe, petite, sans cou bien marqué, enfoncée dans le prothorax presque jusqu'au niveau des yeux. Clypéus bien chitinisé, arrondi en avant, soudé au front en arrière; la suture clypéo-frontale n'est visible qu'en préparation microscopique. Sutures gulaires indistinctes. Tentorium bien développé, formé de deux longs apodèmes dorsaux, de deux petits apodèmes ventraux et d'une apophyse médiane assez robuste. Yeux saillants, situés sur les côtés de la tête, plus ou moins grands, réduits chez quelques espèces de trois à six ommatidies. Fosses antennaires largement séparées, situées légèrement en avant et au-dessus des yeux, entourées en arrière, en haut et en bas d'un bourrelet chitineux; antennifère formé par une saillie du bord antérieur.

La tête des Aculagnathides (fig. 1 et 2) est prolongée en avant par une sorte de bec, formé par l'allongement extraordinaire du labre et de la languette labiale et dans lequel se trouvent les mandibules, les galéas et les lacinias. **Labre** (fig. 3 et 4) très allongé, atténué en pointe; il présente en arrière une pièce basale chitineuse, cachée en grande partie sous le clypéus, et en avant une sorte de gouttière, ouverte du côté ventral dans les conditions normales, fermée partiellement sur elle-même (fig. 3) après la séparation des différentes pièces buccales. Cette gouttière est formée d'une crête dorsale arrondie, bien chitinisée, atténuée en avant, et de deux lames latérodorsales convexes, presque membraneuses, particulièrement bien développées dans la région médiane; quatre grands macrochètes et deux soies plus courtes à la base de cette gouttière; extrémité de celle-ci légèrement bifide. **Epipharynx** attaché à la face inférieure du labre, sous la crête dorsale de celui-ci (fig. 13); il est formé de deux lames accolées bien chitinisées, glabres, prolongées en arrière par deux tormae robustes, assez largement séparées. **Mandibules** (fig. 5, 6 et 7) symétriques, placées au repos l'une à côté de l'autre dans la gouttière (fig. 13) formée par le labre; bord interne légèrement convexe et bord externe légèrement concave en raison d'un curieux redressement de la pointe mandibulaire; celle-ci longue, grêle, finement crénelée en dents de scie

dans la région apicale du bord interne; base de la mandibule convexe sur sa face dorsale, concave sur sa face ventrale; partie externe épaisse et bien chitinisée, avec trois soies, une dent arrondie robuste et un petit condyle articulaire; partie interne mince et presque membraneuse, prolongée par une grande lacinia mandibulaire (lacinia mandibulae = lacinia mobilis), atténuée de la base à l'apex, qui atteint presque l'extrémité de la mandibule. **Maxilles** (fig. 8 et 9) bien développées, les galéas et les lacinias cachées dans la gouttière labiale (fig. 13), les palpes

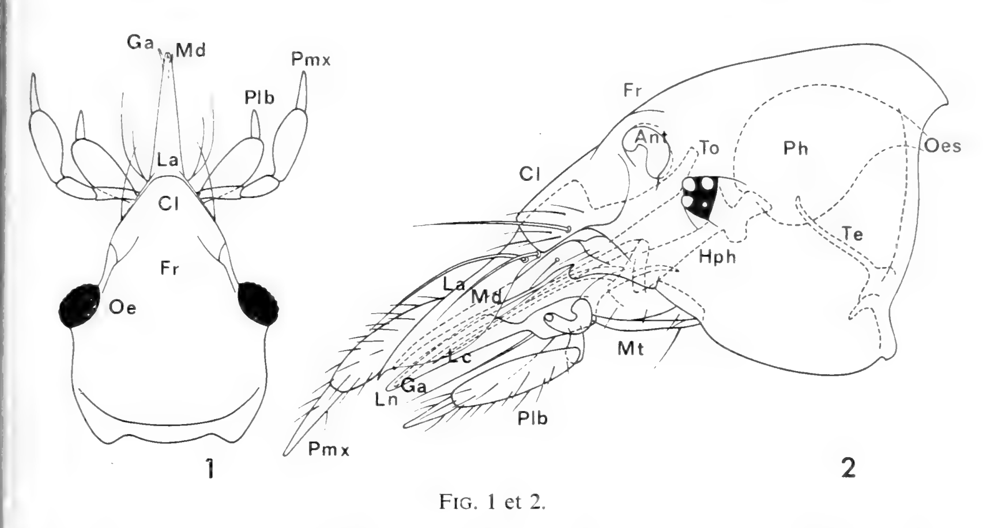


Fig. 1 et 2.

Cautomus. — 1. *C. (s. str.) elongatus* n. sp., tête, face dorsale. — 2. *C. (Leptoxycheilus) sugerens* n. sp., tête, face latérale; le palpe maxillaire gauche n'est représenté que par son premier article pour la clarté du dessin.

Ant: antennifère; Cl: clypéus; Fr: front; Ga: galéa; Hph: hypopharynx; La: labre; Lc: lacinia; Ln: languette; Md: mandibule; Mt: mentum; Oe: œil; Oes: œsophage; Ph: pharynx; Plb: palpe labial; Pmx: palpe maxillaire; Te: tentorium; To: torma.

situés de part et d'autre du « bec », dans le même plan que celui-ci. Galéa très longue, grêle, relativement bien chitinisée, ne portant ni épines ni soies. Lacinia nettement plus courte, sa base relativement robuste, son extrémité atténuée en pointe très fine, glabre, presque membraneuse. Palpe maxillaire relativement grand, formé de quatre articles nettement plus longs que larges; les deux premiers étroits, un peu élargis de la base à l'apex, presque de même longueur, le troisième assez renflé sur son bord interne, pubescent, le dernier grêle, aciculé. **Labium** (fig. 10 et 11) avec une partie basale chitineuse et robuste, qui est formée du submentum et du mentum, une partie moyenne plus longue que large, qui est constituée par le prémentum et qui porte deux palpes, enfin une partie apicale longue et grêle, qui appartient à la languette (= ligule). Celle-ci est relativement bien chitinisée le long de la ligne médiane, presque membraneuse sur les bords qui sont relevés et courbés et qui forment une gouttière fermée sur elle-même

dans la région apicale, partiellement fermée (fig. 13) dans la région médiane et ouverte du côté dorsal dans la région basale; cette gouttière avec une double crête médiane interne, atténuée en avant, et deux petites glosses à son extrémité. Deux grands macrochètes et deux soies plus courtes sur le prémentum. Palpes labiaux relativement grands, situés sous le « bec »; ils sont formés de trois articles allongés; le premier assez petit, un peu élargi de la base à l'apex, le deuxième large, robuste, déprimé et pubescent, le dernier grêle, aciculé. **Hypopharynx** (fig. 10 et 11) bien développé, de structure très complexe; il est fixé à la partie postérieure dorsale du labium. **Pharynx** (fig. 2 et 12) très grand, formé de deux arêtes dorsales assez courbées, robustes et de deux arêtes ventrales légèrement sinueuses, grêles mais plus chitinisées; au repos plus haut que large, ses parois concaves, celles-ci striées transversalement de fibres chitineuses; cet organe est attaché aux apophyses postérieures de l'hypopharynx.

En résumé, le « bec » des Aculagnathides est formé d'une gouttière labiale dans laquelle se trouvent les deux galéas et les deux lacinias et qui est elle-même partiellement enveloppée dans la gouttière du labre avec les deux mandibules et les deux lacinias mandibulaires. Cette conformation des pièces buccales rappelle un peu celle des Diptères Culicidae et Tabanidae; mais chez ceux-ci, c'est le labre qui est partiellement inclus dans la gouttière formée par le labium.

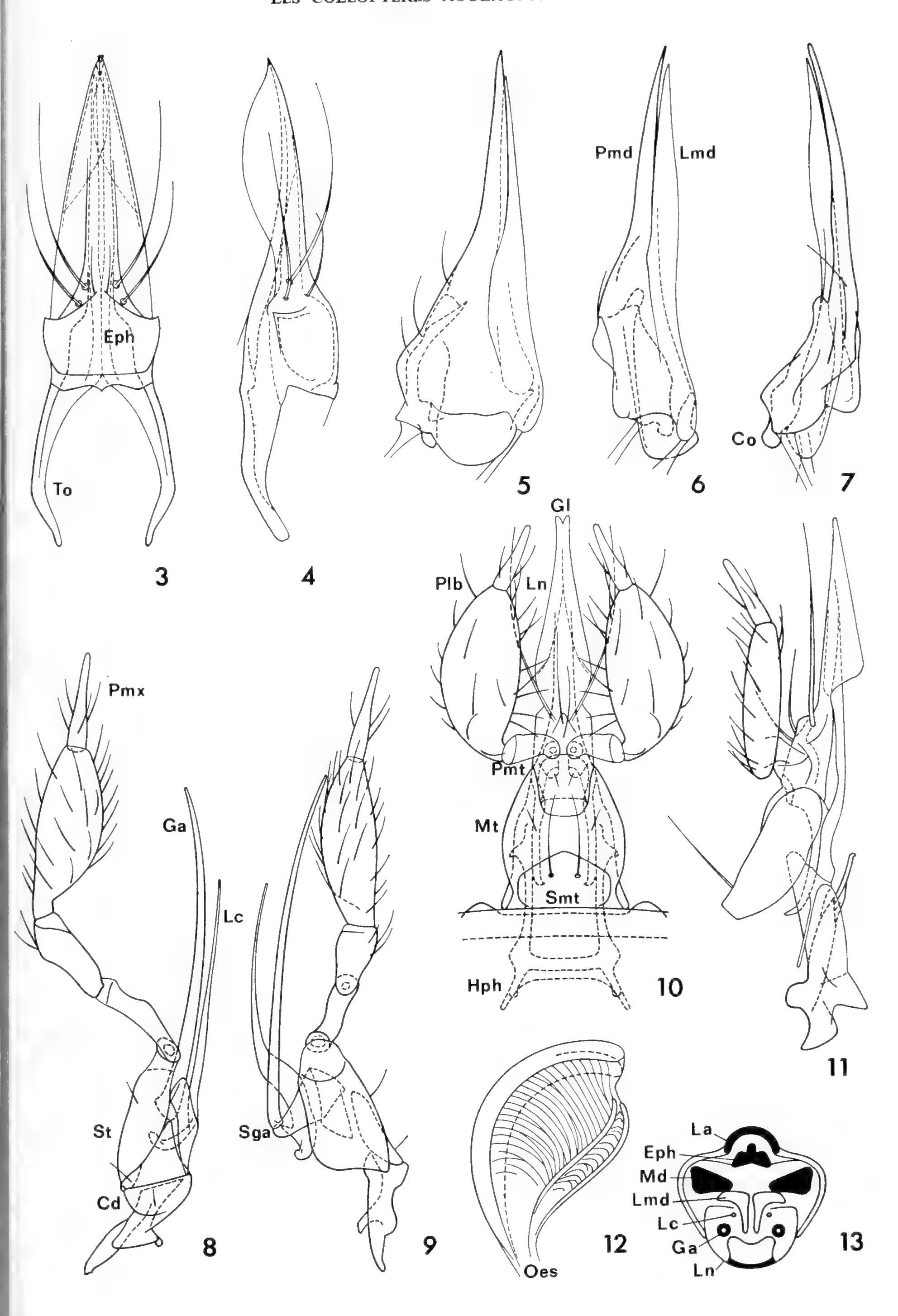
Les Aculagnathides sont très vraisemblablement des prédateurs de larves d'insectes. Le fonctionnement de leur appareil buccal n'a pas encore été observé, mais il peut cependant être expliqué, dans une certaine mesure, par la morphologie des pièces buccales, par les positions relatives de celles-ci chez des exemplaires conservés en alcool et par analogie, grâce aux connaissances déjà acquises chez les différents insectes piqueurs. Les mandibules et les galéas, comparables aux stylets des Diptères hématophages et des Hémiptères, fonctionnent à mon avis comme organes vulnérants. Les mandibules, subparallèles au repos, peuvent se croiser plus ou moins et sortir partiellement de chaque côté de la gouttière du labre; elles doivent travailler par abduction — les très petites dents du bord apical interne sont alors dirigées vers l'extérieur — et non par adduction comme c'est

---

Fig. 3 à 13.

Cautomus (Leptoxycheilus) sugerens n. sp., pièces buccales dessinées au même grossissement (sauf fig. 13). — 3. Labre et épipharynx, face dorsale. — 4. Id., face latérale. — 5. Mandibule gauche, face dorsale. — 6. Id., face latéro-dorsale interne. — 7. Id., face latérale externe. — 8. Maxille droite, face ventrale. — 9. Id., face latérale externe. — 10. Labium et hypopharynx, face ventrale. — 11. Id., face latérale. — 12. Pharynx, face latérale. — 13. Coupe transversale du « bec » un peu en arrière du millieu de celui-ci; parties fortement chitinisées en noir.

Cd: cardo; Co: condyle articulaire; Eph: épipharynx; Ga: galéa; Gl: glosse; Hph: hypopharynx; La: labre; Lc: lacinia; Lmd: lacinia mandibulaire; Ln: languette; Md: mandibule; Mt: mentum; Oes: œsophage; Plb: palpe labial; Pmd: pointe mandibulaire; Pmt: prémentum; Pmx: palpe maxillaire; Sga: subgaléa; Smt: submentum; St: stipe; To: torma.


Eph
To
3
4
5
Pmd
Lmd
6
Co
7
Pmx
Ga
Lc
St
Cd
8
Sga
9
Gl
Plb
Ln
Pmt
Mt
Smt
Hph
10
11
12
Oes
La
Eph
Md
Lmd
Lc
Ga
Ln
13

normalement le cas chez les Coléoptères. Chaque galéa est fixée sur un petit article mobile (subgaléa ?), bien visible en vue latérale de la maxille (fig. 9), qui lui permet un mouvement de va-et-vient assez important à l'intérieur de la gouttière labiale et qui lui donne la possibilité de faire saillie à l'extrémité de celle-ci (fig. 1). Le pharynx semble transformé en pompe buccale et l'aspiration des aliments doit se faire par la gouttière labiale. Cette dernière est refermée sur elle-même dans sa partie apicale, ouverte en arrière; elle peut cependant être fermée sur toute sa longueur par un simple rapprochement du labre et du labium; ce mouvement applique en effet de chaque côté le bord dorsal de la languette sur la face inférieure externe des lacinias mandibulaires (fig. 13); le bord inférieur de celles-ci s'emboîte en même temps dans la concavité de la crête médiane du labium; ainsi la gouttière labiale n'est pas seulement fermée mais encore partagée dans un plan longitudinal médian. Enfin j'ai remarqué au cours de mes dissections deux masses glandulaires assez importantes, situées de part et d'autre de l'œsophage, juste en arrière du pharynx, qui doivent être les glandes salivaires; leur sécrétion peut éventuellement faciliter, d'une façon ou d'une autre, l'absorption des aliments.

Il faut encore remarquer que le « bec » des Aculagnathides est plus ou moins rétractile et qu'il peut ainsi se retirer sous le clypéus; j'ai observé ce retrait chez dix-sept exemplaires conservés à sec appartenant à neuf espèces (*elongatus*, *andrewesi*, *crassus*, *striatus*, *hystriculus*, *latus*, *venustus*, *philippinensis* et *myops*).

Antennes (fig. 14, 15 et 16) de neuf à onze articles, la base toujours bien visible. Scape relativement grand, étroit dans sa partie basale, fortement renflé dans sa partie apicale, très convexe sur sa face antérieure, légèrement concave sur sa face postérieure, d'où une crête vive sur le bord supérieur et sur le bord inférieur; insertion du 2e article à l'extrémité du scape mais sur la face inférieure de celui-ci. Funicule de six à huit articles plus ou moins allongés, le premier (pédicelle) et le dernier un peu plus larges, respectivement subcylindrique et tronconique. Massue bien développée, assez compacte, formée de deux gros articles partiellement soudés; le dernier porte à son extrémité deux petites vésicules. La réduction du nombre des articles antennaires est causée par la disparition d'un ou de deux des articles primitifs 3 à 8.

Prothorax (fig. 18) volumineux, relativement déprimé, la face dorsale nettement séparée de la face ventrale par un repli latéral plus ou moins crénelé ou dentelé. Pronotum convexe, bien plus large que long, sa plus grande largeur située un peu en arrière du milieu, ses côtés arrondis, plus fortement atténués en avant qu'en arrière, son bord antérieur plus ou moins concave, son bord postérieur plus ou moins régulièrement convexe, ses angles antérieurs arrondis et ses angles postérieurs généralement anguleux. Episternes concaves, sans sillon pour recevoir les antennes; suture notopleurale indistincte; suture sternopleurale bien marquée; suture pleurale effacée. Prosternum nettement ponctué, toujours relevé le long

de la ligne médiane pour former une carène plus ou moins large et élevée, prolongé en arrière par une apophyse prosternale assez robuste ; pas de mentonnière en avant. Cavités cotyloïdes antérieures contiguës ou presque contiguës, rondes, ouvertes en arrière car le sommet des épimères n'est pas soudé au sternum mais

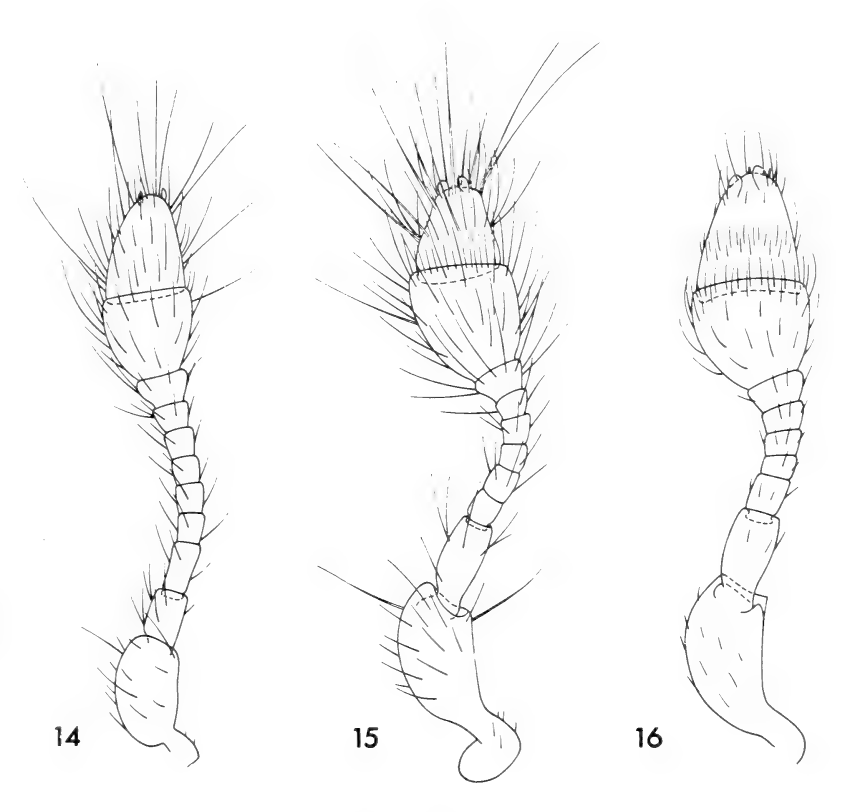


FIG. 14 à 16.

Cautomus, antenne droite, face dorsale. — 14. C. *(s. str.) hystriculus* Sharp. — 15. *C. (Leptoxycheilus) sugerens* n. sp. — 16. *C. (Paracautomus) reticulatus* n. sp.

un peu séparé de celui-ci. Endosquelette formé de chaque côté d'un arc chitineux prolongé du côté interne par un petit apodème vertical (non représenté sur la fig. 18) et du côté externe par un apodème oblique un peu plus grand, en contact avec le pronotum.

Mésothorax (fig. 19 et 20) relativement court, entièrement caché dorsalement par le pronotum et par les élytres à l'exception du scutellum ; celui-ci normalement développé, plus large que long et arrondi sur son bord postérieur chez les espèces ailées, respectivement plus petit ou très réduit chez les Aculagnathides à ailes non fonctionnelles ou complètement atrophiées. Sur la face ventrale, les épisternes

et les épimères sont peu distincts, les sutures pleurales et sternopleurales étant très légères, peu visibles. Mésosternum nettement ponctué, orné en avant d'une carénule médiane, prolongé en arrière par une apophyse mésosternale atténuée de la base à l'apex; la partie antérieure de cette apophyse présente, en avant des hanches 2, une dépression plus ou moins profonde dans laquelle vient s'encastrer l'extrémité de l'apophyse prosternale. Cavités cotyloïdes intermédiaires du type sternal car formées uniquement par les sternums du méso- et du métathorax; elles paraissent séparées par l'apophyse mésosternale mais elles sont en fait contiguës chez *Cautomus hystriculus* et *Aculagnathus mirabilis*, faiblement séparées chez les espèces de Ceylan. L'endosquelette comprend deux apophyses sternales coudées.

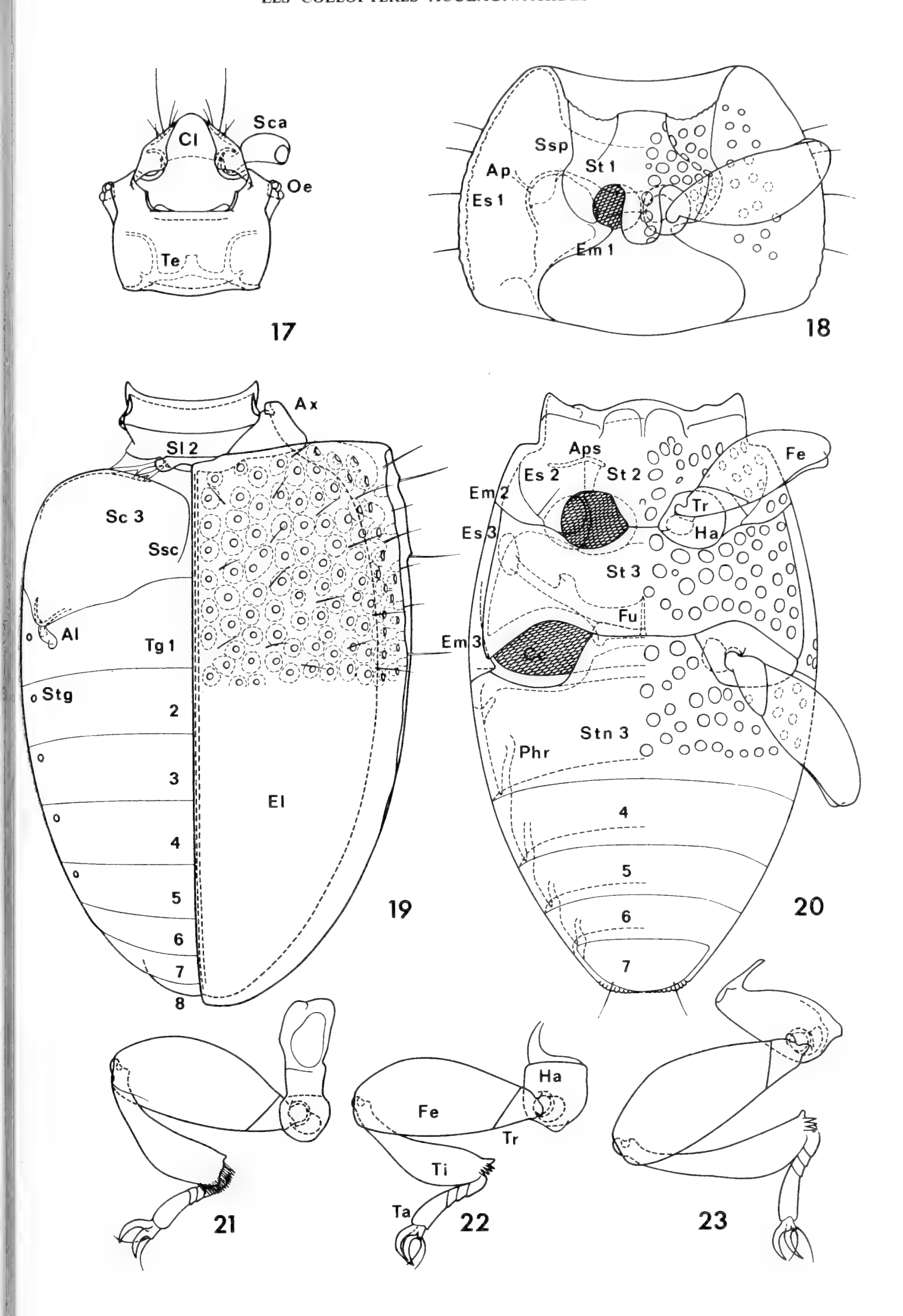
Métathorax (fig. 19 et 20) plus ou moins grand et plus ou moins sclérifié dorsalement suivant le développement des ailes. Lorsque celles-ci sont fonctionnelles, chez *Cautomus hystriculus* par exemple, le métanotum présenté un grand scutum divisé en deux, un scutellum et un postnotum; scutellum allonge, relativement étroit, un peu atténué d'avant en arrière, situé entre les deux moitiés du scutum; celui-ci subdivisé de chaque côté par une suture transcutale qui délimite avec le scutellum un sclérite triangulaire, élargi en arrière; postnotum transverse, son bord postérieur convexe, son bord antérieur concave, tangent au bord postérieur du scutellum et des deux sclérites triangulaires du scutum. Chez les formes aptères de Ceylan, le métanotum semble formé seulement d'un grand scutum orné de deux sutures transcutales très rapprochées, divergentes d'avant en arrière, interrompues avant le bord postérieur du métathorax (fig. 19); scutellum et postnotum sont indistincts. Métasternum assez grand, fortement ponctué; épisternes rejetés sur les côtés, allongés, cachés par les épipleures chez les espèces aptères, partiellement découverts chez les espèces ailées; épimères en position latérale postérieure, cachés par les élytres. Cavités cotyloïdes postérieures presque toujours largement séparées, leur bord externe limité par les épisternes et les

---

FIG. 17 à 23.

Cautomus (Leptoxycheilus) sugerens n. sp., différentes parties du corps dessinées au même grossissement. — 17. Capsule céphalique, face ventrale. — 18. Prothorax, face ventrale; structures internes dessinées sur la moitié gauche; base de la patte et ornementation des téguments représentées sur la moité droite. — 19. Ptérothorax, abdomen et élytre droit, face dorsale. — 20. Ptérothorax et abdomen, face ventrale; structures internes dessinées sur la moitié gauche; base des pattes et ornementation des téguments représentées sur la moitié droite. — 21. Patte antérieure droite. — 22. Patte intermédiaire droite. — 23. Patte postérieure droite.

Al: aile; Ap: apodème; Aps: apophyse sternale; Ax: sclérites axillaires de l'élytre; Cc: cavité cotyloïde; Cl: clypéus; El: élytre; Em 1, Em 2 et Em 3: épimères pro-, méso- et métathoraciques; Es 1, Es 2 et Es 3: épisternes pro-, méso- et métathoraciques; Fe: fémur; Fu: furca; Ha: hanche; Oe: œil; Phr: phragme; Sca: scape; Sc 3: scutum métathoracique; Sl 2: scutellum mésothoracique; Ssc: suture transscutale; Ssp: suture sternopleurale; St 1, St 2 et St 3: pro-, méso- et métasternum; Stg: stigmate; Stn 3 ... Stn 7: sternites des urites 3 ... 7; Ta: tarse; Te: tentorium; Tg 1 ... Tg 8: tergites des urites 1 ... 8; Ti: tibia; Tr: trochanter.


Cl
Sca
Oe
Te
17
Ssp
Ap
St 1
Es 1
Em 1
18
Ax
Sl 2
Sc 3
Ssc
Al
Tg 1
Stg
2
3
4
5
6
7
8
El
19
Aps
Fe
Es 2
St 2
Em 2
Tr
Es 3
Ha
St 3
Fu
Em 3
Co
Stn 3
Phr
4
5
6
7
20
Ha
Fe
Tr
Ti
Ta
21
22
23

épimères métathoraciques. L'endosquelette est constitué par une furca fixée sur le bord postérieur du métasternum et formée d'une lame transverse prolongée en avant et en haut, de chaque côté, par un bras latéral; celui-ci porte un tendon antérieur et une dilatation apicale en contact avec le métanotum.

Elytres (fig. 19) entiers, recouvrant complètement l'abdomen, mobiles chez les formes ailées, partiellement soudés chez les formes aptères; base non rebordée; apex arrondi; pas de callosité humérale; les points de chaque élytre sont généralement plus ou moins bien alignés sur douze ou treize stries séparées par des interstries étroits, non ou à peine surélevés; six ou sept rangées de soies dressées sur chaque élytre, localisées sur les interstries 2, 4, 6, 8, 10, 12 et 13; parfois des soies couchées minuscules sur les interstries impairs. Epipleure bien développé, progressivement atténué d'avant en arrière, séparé du disque de l'élytre par un pli plus ou moins saillant.

Ailes plus ou moins développées suivant les espèces, réduites à une languette minuscule chez les Aculagnathides de Ceylan. Les ailes de *Cautomus hystriculus* (fig. 24), fonctionnelles (longueur: 2,6 mm), présentent une nervation atrophiée sans transverses, formée d'une petite sous-costale, d'une radiale, d'une cubitale et d'une médiane très courte distinctement séparée de la nervure précédente; bord postérieur externe avec une frange de soies extrêmement fines; la première zone de pliage passe entre l'extrémité des nervures radiale et cubitale et la base de la médiane; seconde zone de pliage située dans la partie plus distale de l'aile, sans que celle-ci présente de différentiation particulière.

Pattes (fig. 21, 22 et 23) très robustes. Hanches 1 cylindriques, arrondies à leur extrémité, très profondément enfoncées dans les cavités cotyloïdes; hanches 2 plus courtes, arrondies, 3 triangulaires, transverses. Trochanters petits, simples. Fémurs relativement courts, larges, ornés sur leur bord interne d'un sillon longitudinal plus ou moins profond (fig. 20). Tibias légèrement courbés, assez fortement élargis dans leur partie distale, terminés par une rangée d'épines; chez les mâles, ils sont souvent armés sur leur bord interne, près de l'extrémité de celui-ci, d'un ou même de deux éperons. Tous les tarses (fig. 25) de quatre articles simples, le premier un peu plus long que les articles 2 et 3 réunis, avec quelques soies particulièrement longues sur sa face inférieure; articles 2 et 3 petits, presque égaux, achètes; dernier article au moins aussi long que les trois articles précédents réunis; ongles simples, égaux, robustes; à la base de ceux-ci, un empodium bien développé, formé d'une saillie conique prolongée près de son extrémité par deux longues soies. Les tarses des *Aculagnathus* (fig. 26) sont cependant trimères en raison de la disparition de l'article primitif 2 ou 3.

Abdomen (fig. 19 et 20) atténué assez régulièrement dès le 2^{e} segment, formé de huit tergites apparents presque de même longueur et de cinq sternites apparents très chitinisés; les segments invaginés seront étudiés avec les armures génitales. Tergites 1 à 7 presque membraneux, 8 (pygidium) relativement bien chitinisé;

une paire de stigmates fonctionnels sur chacun des tergites 1 à 5 seulement. Premier sternite visible formé par la fusion des sternites 2 et 3 (suture distincte sur la face interne de l'abdomen, au niveau du bord postérieur des cavités cotyloïdes); il est particulièrement bien développé, aussi long ou un peu plus long que le métasternum, orné comme celui-ci d'une ponctuation bien marquée; pas de

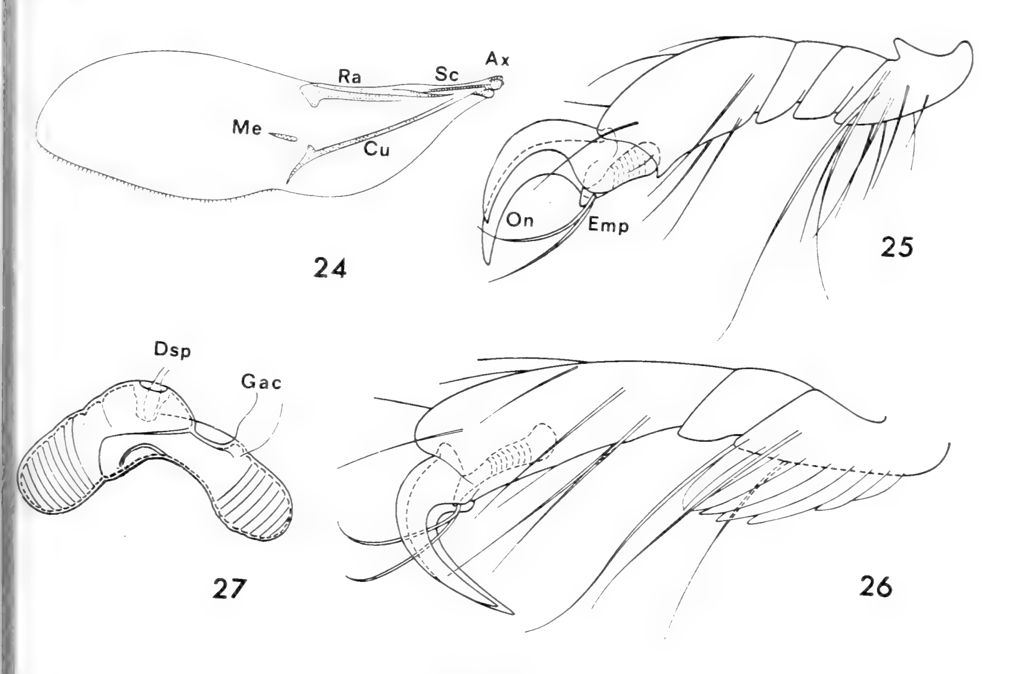


FIG. 24 à 27.

Cautomus. — 24. *C. (s. str.) hystriculus* Sharp, aile. — 25. *C. (Leptoxycheilus) sugerens* n. sp., tarse antérieur gauche, face latérale. — 26. *C. (Aculagnathus) mirabilis* Oke, id. — 27. *C. (Leptoxycheilus) sugerens* n. sp., spermathèque.

Ax: sclérites axillaires de l'aile; Cu: nervure cubitale; Dsp: ductus spermathecae; Emp: empodium; Gac: glande accessoire; Me: nervure médiane; On: ongle; Ra: nervure radiale; Sc: nervure sous-costale.

ligne fémorale en arrière des hanches 3; dernier sternite (7) orné sur les côtés, en arrière, d'un rebord crénelé et strié. Les articulations des segments abdominaux portent de chaque côté, à l'intérieur du corps, une phragme bien développée et robuste; cette partie saillante de l'endocuticule est également présente, mais plus courte, entre les urites 2 et 3.

Abdomen des femelles prolongé par un long **ovipositeur** rétractile (fig. 28 et 29) auquel participent le sternite 8 et les urites 9 et 10. Cet organe de ponte dévaginé (longueur: 0,8 mm chez *Cautomus convexus*) est constitué dans sa moitié basale par un tube membraneux qui sépare largement les urites 8 et 9 et à l'intérieur duquel se trouve la spermathèque, dans sa moitié distale par les formations

complexes et relativement bien chitinisées de l'urite 9, enfin à l'apex par deux lobes membraneux, l'un en position dorsale, l'autre en position ventrale. Le sternite 8, très court, transverse, est prolongé en avant par un long apodème médian bien chitinisé (spiculum ventrale) qui s'étend sur presque toute la face sternale de l'abdomen (longueur de ce spicule: 0,24 mm chez *Cautomus convexus*; 0,37 mm

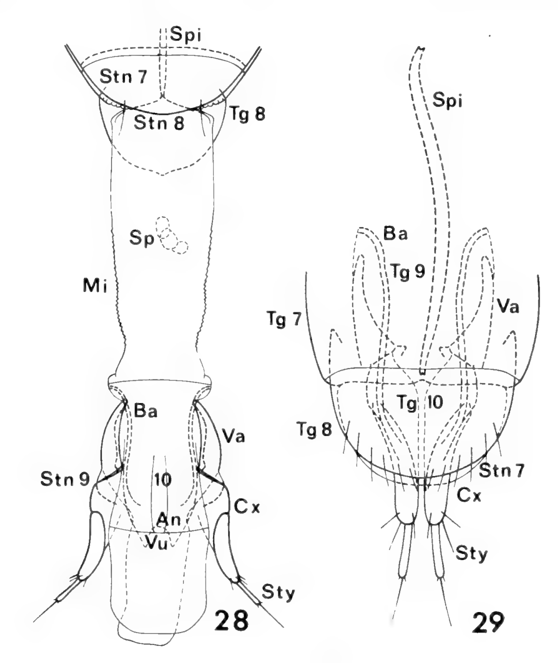


Fig. 28 et 29.

Cautomus, armure génitale femelle. — 28. *C. (Leptoxycheilus) convexus* n. sp., ovipositeur dévaginé, face ventrale. — 29. *C. (Leptoxycheilus) sugerens* n. sp., ovipositeur presque complètement rétracté, face dorsale.

An: anus; Ba: baculum; Cx: coxite; Mi: membrane intersegmentaire; Sp: spermathèque; Spi: spicule; Stn 7 ... Stn 10: sternites des urites 7 ... 10; Sty: style; Tg 7 ... Tg 10: tergites des urites 7 ... 10; Va: valvifer; Vu: vulve.

chez *C. sugerens*) et qui sert de point d'attache aux muscles rétracteurs et protracteurs de l'ovipositeur tout en guidant celui-ci. Au repos, les différentes parties de cet organe de ponte s'emboîtent les unes dans les autres à l'intérieur de l'abdomen, l'apodème médian étant au centre et le tube membraneux à l'extérieur. Selon la nomenclature de TANNER (1927: 18), l'urite 9 porte de chaque côté, en position ventrale, un valvifer, un coxite assez allongé de deux articles, enfin un style grêle sétigère, avec une soie très longue, situé à l'extrémité et dans le prolongement du coxite; du côté dorsal, ce segment possède deux longs apodèmes grêles (baculi). Le sternite 10 se présente sous la forme d'une lame étroite faiblement chitinisée située entre la base des coxites. Le vagin se trouve sous ce sternite

et la membrane qui l'accompagne de chaque côté; la vulve s'ouvre sur la face inférieure du lobe apical ventral, à la base de celui-ci. Le tergite 10 (proctiger), moins nettement différencié, est également situé entre la base des coxites; son bord postérieur est échancré par l'ouverture de l'anus. Spermathèque (fig. 27) assez bien chitinisée, petite (0,10 mm chez *Cautomus sugerens*), assez semblable à celle des Coccinellides du genre *Scymnus*.

Segment génital des mâles (fig. 30) constitué par l'urite 9 et le sternite 8. Ce dernier est en effet entièrement rétracté dans l'abdomen, à l'extrémité de celui-ci; il est formé d'une lame plus ou moins courbée très transverse et bien chitinisée prolongée en avant par une lamelle plus large que longue, peu chitinisée; le bord postérieur de ce sternite, plus ou moins légèrement (cas général) ou profondément échancré au milieu *(Cautomus distinguendus)*, porte une ou plusieurs paires de soies. Chez les *Cautomus singularis*, *elongatus* et *andrewesi*, le sternite 8, entièrement bien chitinisé, est de forme trapézoïdale, avec une dizaine de soies localisées sur le bord postérieur et un peu en avant de celui-ci; il présente donc chez ces espèces une structure manifestement primitive. L'urite 9, relativement peu développé, entièrement compris dans les urites 7 et 8, forme une armature chitineuse qui entoure l'extrémité de l'édéage, du côté ventral par un cadre triangulaire ouvert en arrière, du côté dorsal par une lame transverse presque membraneuse (tergite 9) prolongée en avant, de chaque côté, par un apodème assez long.

Edéage (fig. 38 à 54) du type en cavalier, à peu près aussi long que la face ventrale de l'abdomen, couché sur son côté gauche [1] à l'intérieur de celui-ci; l'organe copulateur est donc déversé au repos de 90° à gauche. Lobe médian tubuleux, arqué, bien chitinisé, plus ou moins fermé sur sa face dorsale par une lame étroite et mince, prolongé sur sa face ventrale par une lame apicale robuste; orifice basal largement ouvert à l'extrémité antérieure de l'édéage; orifice apical (ostium) situé entre les lames apicale et dorsale. Tegmen (fig. 31 à 36) très variable suivant les espèces, presque toujours formé d'une pièce basale prolongée en arrière du côté dorsal par deux paramères symétriques portant chacun une grande soie. Chez la plupart des *Cautomus*, la pièce basale entoure la face dorsale et le côté gauche seulement du lobe médian; mais chez *singularis*, *elongatus*, *distinguendus* et *andrewesi* (fig. 31), la partie postérieure de la pièce basale enveloppe également le côté droit du lobe médian. Le tegmen est presque entièrement symétrique chez un *Cautomus* de Smiga (?) (fig. 34) que je ne peux malheureusement pas décrire. Enfin le tegmen paraît encore plus primitif chez *Aculagnathus mirabilis* (fig. 61) où il est entièrement symétrique et peu chitinisé; il forme une sorte de gaine qui entoure la face dorsale et les côtés gauche et droit du lobe médian près

[1] Afin d'éviter toute confusion, je précise que les termes dorsal, ventral, gauche et droit sont pris dans la position d'activité de l'édéage; la face concave est alors du côté ventral, la face convexe du côté dorsal.

de la base de celui-ci; il ne présente ni paramères ni soies mais seulement une petite échancrure au milieu de son bord postérieur dorsal. Sac interne très

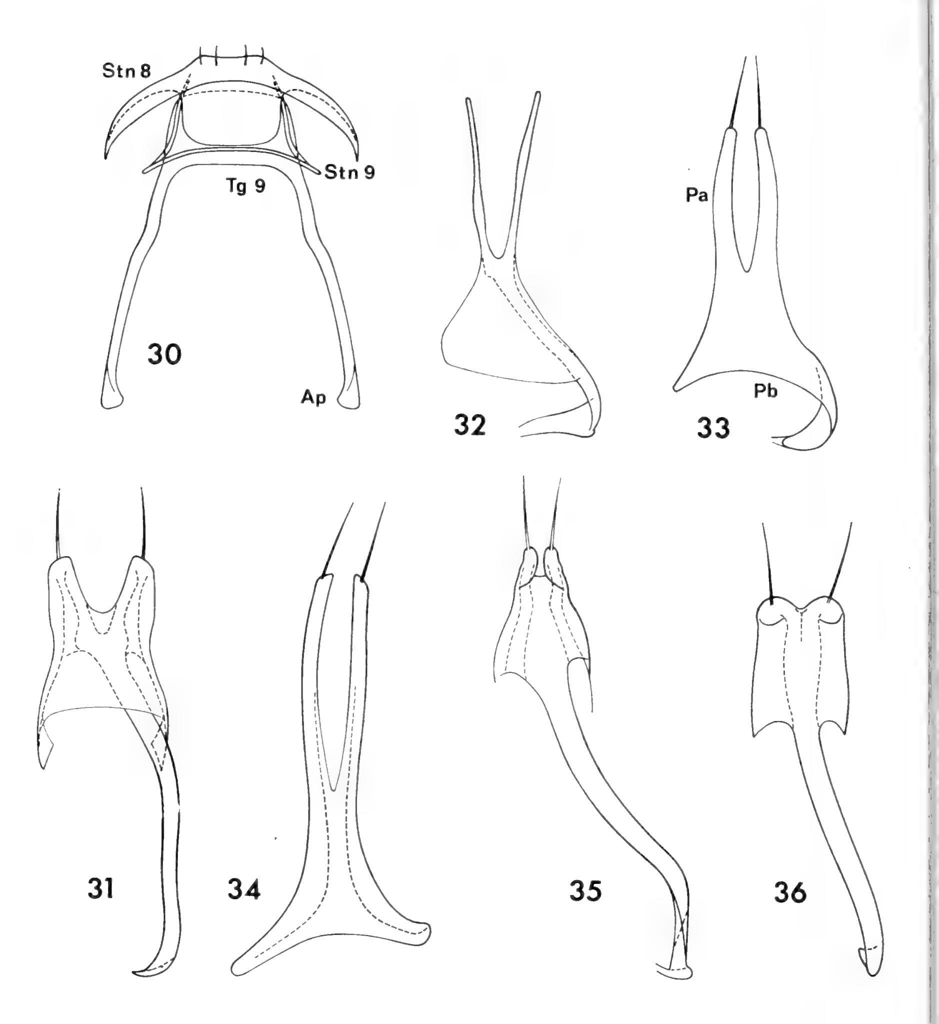


Fig. 30 à 36.

Cautomus. — 30. *C. (Leptoxycheilus) sugerens* n. sp., segment génital du mâle, face ventrale. — 31. *C. (s. str.) elongatus* n. sp., tegmen, face dorsale. — 32. *C. (s. str.) hystriculus* Sharp du Mt. Kasuga, id. — 33. *C. (s. str.) venustus* n. sp., id. — 34. *C. (s. str.)* sp. de Smiga (?), id. — 35. *C. (Leptoxycheilus) sugerens* n. sp., id. — 36. *C. (Paracautomus) nitidus* n. sp., id.

Ap: apodème; Pa: paramère; Pb: pièce basale du tegmen; Stn 8 et Stn 9: sternites des urites 8 et 9; Tg 9: tergite de l'urite 9.

variable suivant les espèces, simplement membraneux (fig. 61) ou avec une armature plus ou moins chitineuse et complexe (fig. 45); il peut aussi être formé d'un flagelle (fig. 52).

BIOLOGIE DES ACULAGNATHIDES

On ne sait encore presque rien dans ce domaine; les larves sont inconnues et les adultes, excessivement mal représentés dans les collections, n'ont fait l'objet que d'observations sommaires.

Aculagnathus mirabilis a été trouvé dans des nids de la fourmi *Amblyopone australis* Erichson (= *obscurus* Fr. Smith), dans lesquels il semblait parfaitement bien toléré; MM. E. B. Britton et L. A. Mound l'ont cependant retrouvé dans des prélèvements effectués pour les entonnoirs de Berlese. Les *Cautomus hystriculus*, *venustus* et *reticulatus* ont été découverts dans du bois pourri. Tous les Aculagnathides de Ceylan (139 ex.) ont été récoltés dans des tamisages de feuilles mortes et dans l'humus sous-jacent en forêt, de même que *Cautomus myops*. Enfin l'espèce *latus* a été trouvée sous une meule de foin.

Les mouvements des Aculagnathides sont très lents; de plus ils s'immobilisent dès qu'ils sont dérangés. Bien que tous les exemplaires de Ceylan aient été récoltés vivants dans les bocaux récepteurs des tamis automatiques de Winkler-Moczarski, je n'ai jamais pu les observer en train de se nourrir. On peut cependant penser que les Aculagnathides adultes sont des prédateurs de larves d'insectes (cf. p. 102).

POSITION SYSTÉMATIQUE DES ACULAGNATHIDES

Oke (1932: 22) lui-même n'a pas précisé les affinités de l'*Aculagnathus mirabilis*, type et seul représentant reconnu de la famille *Aculagnathidae*. Celle-ci a été placée par Schenkling (1934: 1; 1940: 13) [1] entre les *Phalacridae* et les *Cryptophagidae*, c'est-à-dire parmi les *Clavicornia*; elle est cependant restée parmi les incertae sedis pour Paulian (1949: 1025) et Crowson (1955: 173). Les *Aculagnathidae* sont cités dans la liste publiée par Abdullah (1969: 684) à la fin des *Clavicornia*, après les *Merophysiidae* et les *Lathridiidae*; ils sont placés entre ces deux familles par Britton (1970: 594).

Les Aculagnathides, tels qu'ils sont décrits dans les pages précédentes, sont en effet des *Clavicornia* en raison de la structure du prothorax, de l'abdomen, de l'édéage, des antennes et des tarses; mais ils doivent être rattachés en réalité aux *Colydiidae* de la sous-famille des *Ceryloninae*. Ce groupe systématique, réduit à une tribu ou élevé au rang de famille suivant les auteurs, est bien caractérisé par

[1] Schenkling écrit *Aculognathidae* et *Aculognathus*, erreur orthographique reprise par Paulian.

les tarses presque toujours de quatre articles, avec les articles 2 et 3 égaux, simples, par le scape des antennes bien distinct en vue dorsale, par le dernier article des palpes maxillaires et labiaux étroit, plus ou moins aciculé, par les cavités cotyloïdes intermédiaires du type sternal, par les hanches postérieures très largement séparées, par la nervation alaire, enfin par un déversement de l'édéage, dans la position de repos de celui-ci, de 90° à gauche. Il y a en plus quelques tendances particulières dans ce groupe, à savoir d'après CROWSON (1955: 109) une réduction du nombre des articles antennaires, la disparition des stigmates des urites 6 et 7 et l'atrophie du tegmen de l'édéage. Tous ces caractères se retrouvent chez les Aculagnathides étudiés dans ce travail. D'autres ressemblances confirment les affinités des *Cerylon*, des *Cautomus* et des *Aculagnathus*: mandibules avec lacinia mandibulaire bien développée; forme identique du scape des antennes, des hanches et de la furca métathoracique; empodium de même structure, avec deux longues soies; grand développement du premier sternite apparent de l'abdomen; bord postérieur du dernier sternite distinctement strié et crénelé; ovipositeur de même structure générale. Enfin certains Aculagnathides, *Cautomus singularis* par exemple, présentent sur les élytres des stries et des interstries comparables à ceux de différents *Ceryloninae*.

Mais il y a plus encore, une véritable évolution progressive des pièces buccales des *Cerylon* aux *Cautomus* et *Aculagnathus* en passant par les *Philothermus* et les *Ectomicrus*. La comparaison des pièces buccales d'un *Cerylon histeroides* (F.) de Suisse (longueur de l'exemplaire: 2,5 mm), d'un *Ectomicrus setosus* Sharp de Ceylan (2,3 mm) et d'un *Cautomus sugerens* n.sp. de Ceylan (1,6 mm) montre, malgré la taille décroissante des espèces étudiées, un allongement progressif — avec un rétrécissement corrélatif — du labre (respectivement 0.085, 0.10 et 0.16 mm), de la pointe mandibulaire (0.095, 0.11 et 0.155 mm), des galéas (0.14, 0.21 et 0.22 mm), des palpes maxillaires (articles 3 — 4: 0.13, 0.15 et 0.18 mm) et de la languette (0.065, 0.08 et 0.12 mm). Labre et languette sont courts, transverses et plats chez *Cerylon histeroides*; chez *Ectomicrus setosus*, ces deux pièces forment déjà deux gouttières assez grossières, courtes, larges et aplaties, qui entourent les mandibules, les galéas et les lacinias; chez les Aculagnathides enfin, ces deux gouttières, très allongées, se referment partiellement sur elles-mêmes. Les mandibules du *Cerylon*, robustes, à bord interne concave et armé à l'extrémité de plusieurs dents assez grandes, se croisent dans leur position de repos; elles convergent simplement chez l'*Ectomicrus* en raison d'un redressement et d'un allongement de la pointe mandibulaire; ce phénomène est encore plus marqué chez les Aculagnathides, dont les mandibules restent presque parallèles au repos; le bord interne de la pointe mandibulaire présente quelques petites dents chez l'*Ectomicrus* tandis qu'il est très finement denticulé chez les Aculagnathides. Les galéas du *Cerylon histeroides* sont relativement larges, robustes, terminées par de nombreuses soies rigides; elles sont au contraire très grêles et très longues chez

l'*Ectomicrus* étudié, tout entourées dans leur partie apicale de soies fines et irrégulières, tandis qu'elles sont glabres et encore plus allongées chez les Aculagnathides. Les lacinias sont grêles et assez longues chez le *Cerylon*, avec une rangée de soies rigides dans la partie apicale du bord interne; elles s'allongent encore chez l'*Ectomicrus* et chez les Aculagnathides et présentent la même régression des soies que les galéas. Ces différentes étapes de l'évolution des pièces buccales des *Ceryloninae* sont figurées dans quelques bonnes descriptions. Le type primitif de *Cerylon histeroides* (F.) se retrouve également chez *Cerylon fagi* Bris. (JOHN, 1954: 13, pl. 17 fig. 1*a*-1*d*; VOGT, 1971: 44, fig. 7*a*-7*e*); il est déjà un peu modifié chez les *Philothermus semistriatus* Heinze, *korschefskyi* Heinze (JOHN, 1954: 13, pl. 16 fig. 3*a*-3*d* et 4*a*-4*d*) et *evanescens* (Reitt.) (VOGT, 1971: 44, fig. 8*a*-8*e*) et assez évolué chez *Dolosus leleupi* Daj. (DAJOZ, 1963: 93, fig. 9-12), qui présente des pièces buccales très semblables à celles de l'*Ectomicrus setosus* Sharp.

Il n'y a donc que de petites discontinuités entre les *Cerylon*, *Philothermus*, *Ectomicrus*, *Dolosus*, *Cautomus* et *Aculagnathus*, que ce soit pour les pièces buccales ou tout autre caractère. Il n'y a en conséquence aucune raison valable pour isoler les *Aculagnathus* et encore moins les *Dolosus* [1] dans deux familles distinctes; *Aculagnathidae* OKE (1932: 22) et *Dolosidae* DAJOZ (1963: 96) tombent ainsi dans la synonymie des *Colydiidae Ceryloninae* **(syn. nov.).**

REVISION DES ACULAGNATHIDES

Les Aculagnathides connus ne représentent certainement qu'une petite fraction des espèces qui doivent exister dans toute la région indo-australienne; il est donc difficile de proposer dès maintenant un classement qui soit vraiment naturel. C'est la raison pour laquelle je préfère réunir dans un même genre tous les *Cautomus*, *Aculagnathus* et *Paracautomus* tout en conservant ces noms pour désigner des sous-genres.

Genre Cautomus Sharp

Cautomus SHARP, 1885: 82; espèce-type: *C. hystriculus* SHARP, 1885. Monotypie (gen.)
Cautomus JACOBSON, 1915: 919 (gen.)
Aculagnathus OKE, 1932: 22; espèce-type: *A. mirabilis* OKE, 1932. Monotypie (gen.)
Cautomus HINTON, 1942: 143, fig. 7 et 8 (gen.)
Cautomus HEINZE, 1944 *b*: 24 et 31, fig. 13 (gen. et subgen.)
Paracautomus HEINZE, 1944 *b*: 31, fig. 14; espèce-type: *Cautomus javanus* HEINZE, 1944. Monotypie (subgen.)

[1] *Dolosus* DAJOZ (1963: 91) est très étroitement apparenté à *Thyroderus* SHARP (1885: 82); j'ai pu étudier les expèces-types de ces deux genres, respectivement *Dolosus leleupi* Dajoz du Tanganyika et *Thyroderus porcatus* Sharp du Japon.

Ce genre ainsi défini me paraît bien caractérisé par l'allongement et l'adaptation extraordinaire du labre, des mandibules, des galéas, des lacinias et de la languette, par la gracilité relative des palpes maxillaires et labiaux, par le clypéus non échancré, par la massue antennaire formée de deux gros articles partiellement soudés, par le pronotum bien plus large que long, par la ponctuation et la pubescence de chaque élytre plus ou moins bien alignées respectivement sur douze ou treize stries (sauf chez *punctatus*, *convexus* et *longipilis*) et sur six ou sept interstries, par le prosternum toujours relevé le long de la ligne médiane pour former une carène plus ou moins large et élevée, par les cavités cotyloïdes intermédiaires très rapprochées ou contiguës et par la structure du tegmen dont les paramères ne portent chacun qu'une seule soie (tegmen différent chez *mirabilis*).

Neuf espèces ont été décrites dans le genre *Cautomus* mais deux en ont déjà été retirées par Heinze (1944 *b*: 31), à savoir *armatus* Grouv. de Madagascar, maintenant dans le genre *Acautomus* Heinze, et *infimus* Grouv. de la Guadeloupe, restée dans les incertae sedis. Il faut encore exclure *Cautomus cerylonoides* Heinze [1944 *a*: 13; type: ♂, Sattelberg/Nouvelle-Guinée (! Mus. Budapest)] qui me paraît appartenir au genre *Philothermus* Aubé. Il reste ainsi six espèces dans le genre *Cautomus*, auxquelles il faut ajouter l'*Aculagnathus mirabilis* Oke et quatorze espèces nouvelles.

Le nombre des articles des antennes et des tarses ainsi que la structure de l'édéage permettent de classer ces vingt et une espèces dans quatre sous-genres. Il est également possible de définir dès maintenant quelques groupes d'espèces.

I. Sous-genre Cautomus s. str.

Antennes de onze articles (fig. 14). Tarses de quatre articles. Yeux bien développés, formés de nombreuses ommatidies. Ailes fonctionnelles (fig. 24). Chaque élytre avec douze ou treize stries de points alignés et sept rangées de soies dressées localisées sur les interstries 2, 4, 6, 8, 10, 12 et 13, ceux-ci légèrement surélevés. Scutellum bien distinct, plus large que long, arrondi sur son bord postérieur. Base de l'apophyse mésosternale avec une dépression lisse assez profonde limitée de chaque côté par une petite dent triangulaire; cette dépression est cependant peu profonde chez *andrewesi* et *hystriculus*, avec deux dents effacées chez ce dernier. Sac interne de l'édéage avec une armature chitineuse; paramères particulièrement bien développés.

Groupe de singularis

Longueur égale ou supérieure à 3 mm. Bord postérieur du pronotum entièrement rebordé. Bord antérieur des élytres sans tubercules saillants. Dernier sternite des ♂ avec des caractères sexuels spécifiques. Tegmen symétrique dans sa partie

basale postérieure (fig. 31); paramères relativement courts, mais larges et aplatis. Je réunis dans ce groupe de *singularis*, qui me paraît plus primitif, les espèces *singularis* Grouv., *elongatus* n. sp., *distinguendus* n. sp. et *andrewesi* Grouv.

1. Cautomus (s. str.) singularis Grouv.

Cautomus singularis Grouvelle, 1897: 393; lectotype: ♂, Si-Rambé/Sumatra (! Mus. Gênes).

J'ai pu retrouver au musée de Gênes les exemplaires de Si-Rambé cités dans la description originale, non pas dans la collection générale mais dans un petit cadre avec tous les autres Colydiidae de Sumatra décrits également en 1897 dans le même travail. Il n'y a dans cette boîte que les étiquettes d'identification de Grouvelle; les indications de « type » et de « cotype » font défaut. *Cautomus singularis* y est représenté par deux mâles de Si-Rambé; ceux-ci appartenant à deux espèces distinctes, j'ai choisi pour lectotype l'exemplaire le plus conforme à la description originale (« dernier segment de l'abdomen fortement échancré au sommet, pourtour de l'échancrure finement granuleux »).

Long. 3,8 mm. Longueur [1] et largeur du pronotum: 1,00 et 1,45 mm; longueur [1] et largeur des élytres: 2,40 et 1,60 mm. Forme générale allongée, peu convexe. Coloration d'un brun rougeâtre foncé. Téguments de la face dorsale brillants, légèrement alutacés cependant sur l'avant-corps, nettement ponctués, parsemés de soies de longueur moyenne (0,07-0,08 mm) un peu élargies de la base à l'apex. Frontoclypéus brillant, légèrement alutacé, avec quelques petits points entre les yeux. Articles 2 et 3 des antennes deux fois plus longs que larges, 4 et 5 un peu plus longs que larges, 6 et 7 aussi larges que longs, 8 et 9 un peu plus larges que longs. Pronotum régulièrement convexe; bord antérieur nettement rebordé, assez concave; bord postérieur un peu convexe au milieu, droit de part et d'autre de celui-ci; côtés avec chacun 6 petites saillies arrondies prolongées par une soie; angles postérieurs aigus. Ponctuation du pronotum formée de points relativement petits, peu profonds, un peu allongés, séparés sur le disque par des espaces supérieurs à leur diamètre, inférieurs sur les côtés. Scutellum particulièrement bien développé. Elytres ornés sur la strie et l'interstrie 11 d'un long sillon peu profond; pli épipleural bien distinct en vue dorsale jusqu'au tiers postérieur de l'élytre, orné sur son quart antérieur de 5 ou 6 petites saillies arrondies prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée de points légèrement plus petits mais un peu plus profonds que ceux du pronotum, nettement plus petits cependant près du pli épipleural et à l'apex; ces points sont alignés sur treize stries (la dernière tangente au pli épipleural) séparées par des interstries à peu près de même largeur sauf sur le côté de l'élytre; les interstries 12 et 13 sont en effet deux

[1] Mesures prises le long de la ligne médiane, avec le scutellum pour les élytres.

à trois fois plus larges. Fémurs 3 assez larges (0,36 mm). Carène prosternale arrondie au sommet, limitée sur son bord antérieur par une lame transverse saillante et triangulaire. Apophyse prosternale particulièrement longue, d'abord nettement atténuée d'avant en arrière, puis subparallèle, enfin un peu élargie avant l'apex; celui-ci tronqué. Hanches 3 remarquablement peu séparées (0,17 mm au niveau du bord postérieur du métasternum).

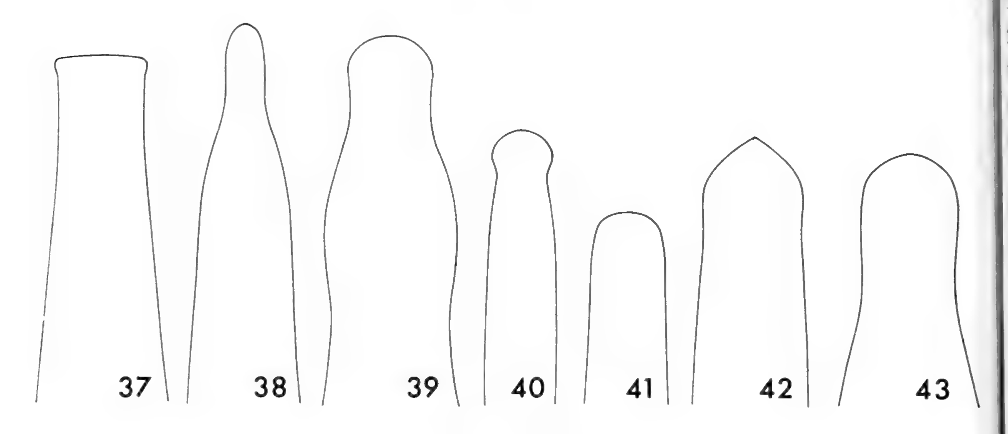


FIG. 37 à 43.

Cautomus, lame apicale de l'édéage, face ventrale; même grossissement pour les figures 37 à 41 d'une part, 42 et 43 d'autre part. — 37. *C. (s. str.) singularis* Grouv. — 38. *C. (s. str.) elongatus* n. sp. — 39. *C. (s. str.) distinguendus* n. sp. — 40. *C. (s. str.) andrewesi* Grouv. — 41. *C. (s. str.) hystriculus* Sharp. — 42. *C. (s. str.) latus* n. sp. — 43. *C. (s. str.) venustus* n. sp.

Caractères sexuels du mâle. Tibias 1, 2 et 3 armés sur leur bord interne, près de l'apex, d'un petit éperon, celui-ci particulièrement peu développé pour les pattes antérieures. Dernier sternite orné en arrière d'une dépression transverse profonde occupée par une pubescence serrée; une zone glabre et granuleuse entoure cette dépression sur les côtés et en avant.

Edéage (fig. 37 et 44). Long. 1,55 mm (avec sac interne). Lame apicale assez large, légèrement atténuée d'avant en arrière, puis subparallèle, enfin un peu élargie juste avant l'apex; celui-ci nettement tronqué. Paramères aplatis, assez larges.

Indonésie. Sumatra: Si-Rambé, 1 ♂ (Modigliani) (Mus. Gênes) récolté au cours de l'hiver 1890-1891.

2. **Cautomus (s. str.) elongatus** n. sp.

Long. 3,2-3,5 mm. Longueur et largeur du pronotum d'un exemplaire de 3,5 mm: 0,95 et 1,46 mm; longueur et largeur des élytres: 2,25 et 1,55 mm. Diffère de *singularis*, avec lequel il est resté confondu jusqu'à ce jour, par la

longueur un peu plus faible, par la tête nettement ponctuée entre les yeux, par le bord antérieur du pronotum très concave, par l'extrémité des élytres bien arrondie (un peu tronquée chez *singularis*), par les fémurs 3 un peu moins larges (0,31 mm), enfin par les caractères sexuels et l'édéage.

Caractères sexuels du mâle. Apophyse prosternale plus courte que celle de *singularis*, d'abord nettement puis plus ou moins légèrement atténuée jusqu'à l'apex; celui-ci arrondi (apophyse nettement atténuée jusqu'à l'apex chez les femelles). Tibias 1, 2 et 3 armés sur leur bord interne, près de l'apex, d'un éperon très petit, celui-ci particulièrement peu distinct pour les pattes antérieures. Dernier sternite avec une grande dépression peu profonde dont la partie postérieure porte une pubescence très serrée.

Edéage (fig. 31, 38 et 45). Long. 1,14-1,34 mm (avec sac interne). Lame apicale d'abord atténuée, puis subparallèle, enfin arrondie à l'apex. Paramères aplatis, assez larges.

Indonésie. Sumatra: Palembang, 2 ♂ 2 ♀ (Bouchard) (1 ♂, holotype et 2 paratypes, Mus. Paris; 1 paratype, Mus. Genève); Indrapoera, 1 ♀ (Weijers) (paratype, Mus. Paris). Ile Sipora dans l'archipel Mentawei: Sereinur, 1 ♂ (Modigliani) (paratype, Mus. Gênes) récolté en mai-juin 1894. Java: Goenoeng Oengaran, 1 ♀ (Drescher) (paratype, Mus. Amsterdam) trouvée en mai 1906.

Les exemplaires du Muséum de Paris ont été identifiés par Grouvelle sous le nom de *singularis*; celui-ci a également été donné à l'exemplaire de Java cité par Heinze (1944: 31).

3. **Cautomus (s. str.) distinguendus** n. sp.

Long. 4,0 mm. Longueur et largeur du pronotum: 1,12 et 1,58 mm; longueur et largeur des élytres: 2,5 et 1,7 mm. Diffère de *singularis*, avec lequel il est resté confondu jusqu'à ce jour, par la tête nettement ponctuée entre les yeux, par les antennes un peu plus courtes (articles 2 et 3 pas tout à fait deux fois plus longs que larges, 5 à peine plus long que large, 6 à 9 nettement plus larges que longs), par les côtés du pronotum ornés chacun d'une douzaine de petites saillies arrondies prolongées par une soie, par le pli épipleural distinct en vue dorsale jusqu'au milieu de l'élytre, par la ponctuation de ceux-ci formée de points légèrement plus gros et nettement plus profonds que ceux du pronotum sauf le long du pli épipleural, par les fémurs 3 très larges (0,39 mm), par la carène prosternale limitée sur son bord antérieur par un bourrelet arrondi, par l'apophyse prosternale plus courte, fortement atténuée jusqu'à l'apex, celui-ci arrondi, enfin par les caractères sexuels et l'édéage.

Caractères sexuels du mâle. Tibias 1, 2 et 3 armés sur leur bord interne, près de l'apex, d'un petit éperon. Dernier sternite orné le long du bord postérieur d'une dépression transverse profonde portant une pubescence peu serrée.

Edéage (fig. 39 et 46). Long. 1,34 mm (avec sac interne). Lame apicale assez large, d'abord un peu atténuée d'avant en arrière, puis un peu élargie pour être ensuite atténuée très distinctement, enfin subparallèle jusqu'à l'apex, celui-ci un peu arrondi. Paramères aplatis, assez larges.

Fig. 44 à 47.

Cautomus du groupe de *singularis*, édéage, face latérale gauche. — 44. *C. (s. str.) singularis* Grouv. — 45. *C. (s. str.) elongatus* n. sp. — 46. *C. (s. str.) distinguendus* n. sp. — 47. *C. (s. str.) andrewesi* Grouv.

Indonésie. Sumatra: Si-Rambé, 1 ♂ (Modigliani) (holotype, Mus. Gênes) récolté au cours de l'hiver 1890-1891 et identifié par Grouvelle sous le nom de *singularis* (cf. p. 117).

4. **Cautomus (s. str.) andrewesi** Grouv.

Cautomus andrewesi Grouvelle, 1908: 450, pl. 9 fig. 3; lectotype: ♂, Ouchterlony Valley dans les Nilgiri Hills/Inde (! B.M. Londres).

Long. 3,0-3,1 mm. Longueur et largeur du pronotum du lectotype: 0,91 et 1,30 mm; longueur et largeur des élytres: 1,9 et 1,36 mm. Forme générale en ovale allongé relativement peu convexe. Coloration d'un brun rougeâtre peu

foncé. Téguments de la face dorsale brillants, nettement ponctués, parsemés de soies de longueur moyenne (0,07-0,08 mm) un peu élargies de la base à l'apex. Frontoclypéus brillant, légèrement alutacé, nettement ponctué entre les yeux. Articles 2 et 3 des antennes deux fois plus longs que larges, 4 un peu plus long que large, 5, 6 et 7 légèrement plus longs que larges, 8 aussi long que large, 9 légèrement plus large que long. Pronotum orné d'une dépression superficielle de chaque côté du disque, au milieu; bord antérieur finement rebordé, très concave; bord postérieur un peu convexe au milieu, droit de part et d'autre de celui-ci; côtés avec chacun six à huit petites saillies arrondies prolongées par une soie; angles postérieurs aigus. Ponctuation du pronotum formée de points relativement petits, profonds, presque contigus, entre lesquels se trouvent ici et là de petites bosses arrondies, un peu plus grandes que le diamètre d'un point, portant chacune une soie. Scutellum bien développé. Elytres ornés sur la suture, l'interstrie et la strie 1 d'un sillon bien marqué, progressivement plus large et plus profond du milieu jusqu'à l'apex des élytres, et sur la strie et l'interstrie 11 d'un long sillon peu profond; pli épipleural distinct en vue dorsale jusqu'au tiers antérieur de l'élytre, orné de cinq ou six petites dents prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée de points semblables à ceux du pronotum, alignés sur treize stries (la dernière tangente au pli épipleural) séparées par des interstries à peu près de même largeur; interstries 2, 4, 6, 8, 10, 12 et 13 légèrement surélevés. Carène prosternale étroite, peu élevée, formant une crête médiane arrondie, limitée sur son bord antérieur par une petite lame transverse saillante et triangulaire. Apophyse prosternale courte, subparallèle, arrondie à l'apex. Hanches 3 assez rapprochées (0,24 mm au niveau du bord postérieur du métasternum).

Caractères sexuels du mâle. Tibias 1, 2 et 3 armés sur leur bord interne, près de l'apex, d'un petit éperon; fémurs 3 très larges (0,35 mm; 0,23 mm chez la femelle). Carène prosternale hérissée de longues soies assez nombreuses dirigées obliquement en avant. Avant-dernier sternite orné d'une saillie arrondie médiane, un peu en avant du bord postérieur; moitié postérieure du dernier sternite occupée par une grande dépression transverse (celle-ci existe également chez la femelle) portant une pubescence très serrée; ce sternite présente aussi une saillie arrondie médiane, située sur le bord antérieur de la dépression.

Edéage (fig. 40 et 47). Long. 1,0 mm. Lame apicale légèrement atténuée en direction de l'apex, celui-ci brusquement un peu élargi et arrondi sur son bord postérieur. Paramères aplatis, assez larges.

Inde. Etat de Madras: Ouchterlony Valley, Barwood, dans les Nilgiri Hills, 1 ♂ 2 ♀ (Andrewes) à environ 1050 m (B.M. Londres et Mus. Paris).

Groupe d'hystriculus

Longueur inférieure à 3 mm. Bord postérieur du pronotum rebordé seulement au milieu. Bord antérieur des élytres orné chacun de deux petits tubercules chitineux, arrondis et saillants. Dernier sternite des ♂ sans caractères spécifiques. Tegmen asymétrique (fig. 32 et 33) ou exceptionnellement presque entièrement symétrique (fig. 34); paramères longs et grêles. Je réunis ici les espèces *crassus* Grouv., *striatus* Grouv., *hystriculus* Sharp, *latus* n. sp., *venustus* n. sp. et deux autres espèces qu'il ne m'est pas possible de décrire.

5. **Cautomus (s. str.) crassus** Grouv.

Cautomus crassus Grouvelle, 1897: 391; type: ♂, Si-Rambé/Sumatra (! Mus. Gênes).

Long. 2,4 mm. Longueur et largeur du pronotum: 0,67 et 1,12 mm; longueur et largeur des élytres: 1,55 et 1,20 mm. Forme générale en ovale allongé relativement peu convexe. Coloration d'un brun rougeâtre foncé sur l'avant-corps, un peu plus clair sur les élytres. Téguments de la face dorsale brillants, nettement ponctués, parsemés de soies assez longues (0,09-0,10 mm), relativement grêles, légèrement élargies à l'apex. Frontoclypéus lisse près du bord antérieur, puis fortement ponctué déjà au niveau de l'insertion des antennes. Article 2 de celles-ci une fois et demie plus long que large, 3 un peu plus de deux fois plus long que large, 4 et 5 à peine plus longs que larges, 6 un peu plus large que long, 7 à 9 transverses. Pronotum presque régulièrement convexe; bord antérieur finement rebordé, peu concave; bord postérieur un peu convexe au milieu, droit de part et d'autre de celui-ci avec deux petits tubercules arrondis de chaque côté de la convexité médiane; côtés ornés chacun dès les angles antérieurs de sept saillies arrondies de plus en plus grandes d'avant en arrière, prolongées par une soie; angles postérieurs saillatns, droits. Ponctuation du pronotum formée de points assez gros plus ou moins polygonaux en raison de leur contiguïté, peu profonds. Elytres ornés chacun d'un sillon peu profond sur la strie et l'interstrie 11; pli épipleural très peu distinct en vue dorsale, visible seulement dans la région humérale, avec cinq petites dents prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée de points arrondis un peu plus petits que ceux du pronotum mais plus profonds, plus ou moins régulièrement alignés sur treize stries (la dernière tangente au pli épipleural); interstries 8, 10 et 12 un peu plus larges et légèrement surélevés; interstrie 13 fortement surélevé dans la moitié postérieure de l'élytre si bien que la strie 13 est rejetée sur la face inférieure. Fémurs 3 de largeur normale (0,20 mm). Carène prosternale assez élevée, large, sans crête médiane.

Caractères sexuels du mâle. Tibias 1, 2 et 3 armés sur leur bord interne, près de l'apex, d'un petit éperon, celui-ci particulièrement peu développé sur les pattes antérieures.

Edéage (fig. 48). Longueur 0,71 mm. Lame apicale assez large, d'abord très légèrement atténuée, puis arrondie à l'apex. Base du tegmen asymétrique; paramères longs, grêles, subparallèles.

Indonésie. Sumatra: Si-Rambé, 1 ♂ (Modigliani) (Mus. Gênes) récolté au cours de l'hiver 1890-1891.

6. **Cautomus (s. str.) striatus** Grouv.

Cautomus striatus Grouvelle, 1897: 392; type: ♀, Ajer Mantcior/Sumatra (! Mus. Gênes).

Longueur 2,0 mm. Longueur et largeur du pronotum: 0,60 et 0,89 mm; longueur et largeur des élytres: 1,25 et 0,95 mm. Forme générale en ovale allongé relativement peu convexe. Coloration d'un brun rougeâtre peu foncé. Téguments de la face dorsale brillants, nettement ponctués, parsemés de soies de longueur moyenne (0,05 mm) faiblement élargies de la base à l'apex. Frontoclypéus lisse dans sa partie antérieure, nettement ponctué entre les yeux. Articles 2 et 3 des antennes presque deux fois plus longs que larges, 4 et 5 à peine plus longs que larges, 6 et 7 un peu plus larges que longs, 8 et 9 transverses. Pronotum orné d'une petite dépression superficielle de chaque côté du disque, au milieu; bord antérieur indistinctement rebordé, peu concave; bord postérieur un peu convexe au milieu, droit de part et d'autre de celui-ci; côtés ornés chacun de six très petites saillies arrondies, égales, prolongées par une soie; angles postérieurs obtus. Ponctuation du pronotum formée de points assez gros plus ou moins polygonaux en raison de leur contiguïté, peu profonds. Elytres ornés chacun d'un sillon peu profond sur la strie et l'interstrie 11; pli épipleural distinct en vue dorsale presque jusqu'au milieu, avec six petites dents prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée de points légèrement plus petits que ceux du pronotum, alignés sur douze stries; la strie 13 n'est en effet représentée que par quelques points tangents au pli épipleural dans la région humérale de celui-ci; interstries 8, 10, 12 et 13 un peu plus larges et légèrement surélevés. Fémurs 3 de largeur normale (0,17 mm). Carène prosternale assez élevée, large, aplatie dans sa partie basale, prolongée obliquement en avant et en bas dans sa partie antérieure. Mâle encore inconnu.

Indonésie. Sumatra: Ajer Mantcior, 1 ♀ (Beccari) (Mus. Gênes) récoltée en août 1878.

7. **Cautomus (s. str.) hystriculus** Sharp

Cautomus hystriculus Sharp, 1885: 82, pl. II fig. 10; type: Tagami près de Nagasaki/Japon (B.M. Londres).

Cautomus hystriculus Nakane, in Nakane, Ohbayashi, Nomura et Kurosawa, 1963: 200, pl. 100 fig. 23.

Longueur 1,9-2,3 mm. Longueur et largeur du pronotum d'un exemplaire de 2,2 mm: 0,67 et 0,98 mm; longueur et largeur des élytres: 1,46 et 1,02 mm. Forme générale en ovale allongé relativement peu convexe. Coloration d'un brun rougeâtre peu foncé. Téguments de la face dorsale peu brillants car très densément ponctués sur le pronotum et distinctement chagrinés sur les élytres, parsemés de soies de longueur moyenne (0,04-0,05 mm) nettement élargies de la base à l'apex. Frontoclypéus d'abord lisse près du bord antérieur, ensuite nettement réticulé puis chagriné entre l'insertion des antennes, enfin nettement ponctué entre les yeux. Articles 2 des antennes (fig. 14) une fois et demie plus long que large, 3 deux fois plus long que large, 4 et 5 un peu ou légèrement plus longs que larges, 6 et 7 aussi larges ou nettement plus larges que longs, 8 et 9 transverses. Pronotum orné d'une dépression arrondie bien marquée de chaque côté du disque, au milieu; bord antérieur très finement rebordé, assez concave; bord postérieur un peu convexe au milieu, droit de part et d'autre de celui-ci avec deux petits tubercules arrondis peu saillants; côtés ornés chacun de cinq ou six saillies arrondies de plus en plus grandes d'avant en arrière, prolongées par une soie; angles postérieurs saillants, aigus. Ponctuation du pronotum formée de points assez gros plus ou moins polygonaux en raison de leur contiguïté, peu profonds. Elytres sans sillon sur la strie et l'interstrie 11; pli épipleural bien distinct en vue dorsale jusqu'au tiers antérieur de l'élytre, avec six ou sept petites dents saillantes prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée de points un peu plus petits et moins nettement limités que ceux du pronotum, alignés sur treize stries (la dernière tangente au pli épipleural); interstries 2, 4, 6, 8, 10, 12 et 13 un peu plus larges et légèrement surélevés; interstries 1, 3, 5, 7, 9 et 11 avec des soies couchées minuscules. Fémurs 3 de largeur normale (0,19 mm). Episternes prothoraciques chagrinés, avec quelques gros points superficiels sur la partie proche du sternum. Carène prosternale assez élevée, large, arrondie au sommet chez les femelles, avec une crête médiane chez les mâles. Apophyse mésosternale ornée en avant d'une dépression peu profonde.

Caractères sexuels du mâle. Tibias 1, 2 et 3 armés sur leur bord interne, près de l'apex, d'un petit éperon, celui-ci un peu plus robuste cependant pour les pattes antérieures. Crête de la carène prosternale formée de six à huit petites dents saillantes.

Edéage (fig. 32, 41 et 49). Longueur 0,60-0,80 mm. Lame apicale d'abord très légèrement atténuée, puis subparallèle, enfin arrondie à l'apex. Tegmen peu chitinisé, les paramères particulièrement grêles, plus ou moins atténués en pointe, sans soie à l'extrémité.

Japon. Hondo: Gifu, 1 ♀ (Osawa) (Coll. Nakane) le 19.XII.1945; Kokokei dans la Préf. d'Aichi, 1 ♂ 1 ♀ (Sato) (Coll. Nakane et Mus. Genève) le 15.IV.1956; Mt. Kasuga près de Nara, 1 ♂ (Yato) (Mus. Genève) le 9.III.1952; Mt. Koya, dans la péninsule de Kii, 1 ♀ (Yato) (Coll. Nakane) le 2.VIII.1952. Kyu-Shu: Sata,

Ohsumi, 1 ♂ 1 ♀ (Nakane) (Coll. Nakane et Mus. Genève) le 25.V.1952; Tagami près de Nagasaki, 2 ♂ 3 ♀ (Lewis) (B.M. Londres et Mus. Paris) récoltés au printemps 1881 dans le centre d'un grand sapin pourri; 15 ex. sont cités de cette localité dans la description originale. NAKANE (1963: 200) a encore signalé cette espèce à Shikoku.

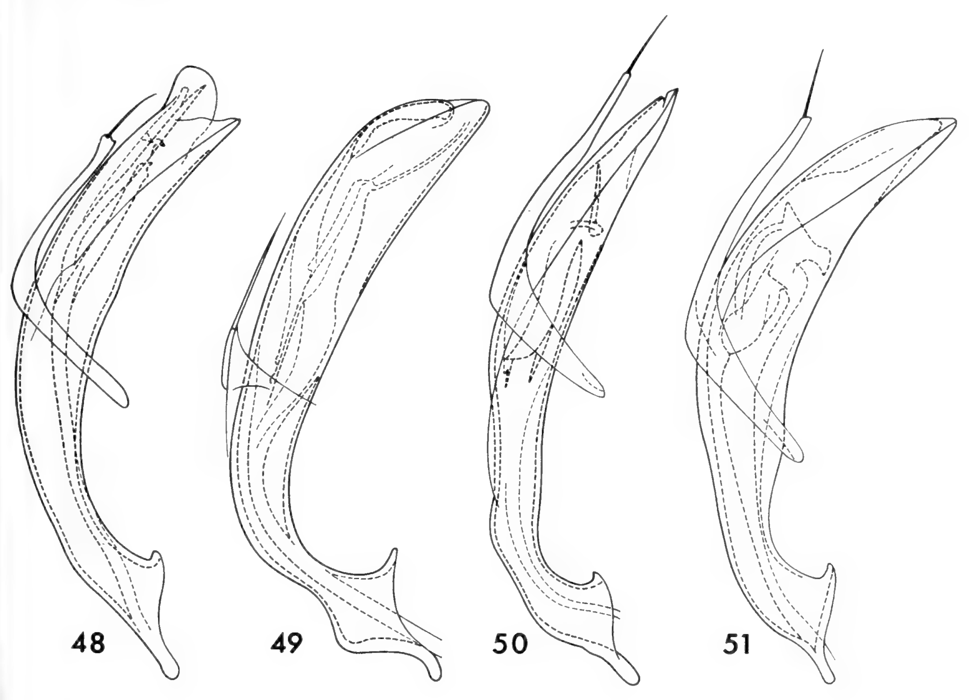


FIG. 48 à 51.

Cautomus du groupe d'*hystriculus*, édéage, face latérale gauche. — 48. *C. (s. str.) crassus* Grouv. — 49. *C. (s. str.) hystriculus* Sharp de Tagami. — 50. *C. (s. str.) latus* n. sp. — 51. *C. (s. str.) venustus* n. sp.

8. Cautomus (s. str.) latus n. sp.

Long. 1,8-1,9 mm. Longueur et largeur du pronotum d'un exemplaire de 1,8 mm: 0,55 et 0,89 mm; longueur et largeur des élytres: 1,15 et 0,92 mm. Diffère d'*hystriculus* par le pronotum et les élytres proportionnellement un peu plus larges, par les téguments plus brillants, non chagrinés sur les élytres, par le frontoclypéus ni réticulé ni chagriné mais fortement ponctué déjà au niveau de l'insertion des antennes, par les articles 2 et 3 des antennes une fois et demie plus longs que larges, 4 à peine plus long que large, 5 aussi large ou un peu plus large que long, 6 à 9 transverses, par le bord antérieur du pronotum indistinctement

rebordé et moins concave, par la ponctuation des élytres mieux marquée, plus profonde, par l'interstrie 13 nettement plus élevé dans la moitié postérieure de l'élytre, par les épisternes prothoraciques ponctués comme le pronotum, par la dépression assez profonde de l'apophyse mésosternale, par la carène prosternale sans crête médiane chez le ♂ et par l'éperon plus petit des tibias 1.

Edéage (fig. 42 et 50). Long. 0,50-0,52 mm. Lame apicale assez large, d'abord très légèrement atténuée, puis subparallèle, enfin triangulaire dans sa partie apicale. Paramères particulièrement bien développés.

Inde. Assam: Shilong, 3 ♂ 1 ♀ (Sen Gupta) (1 ♂, holotype et 2 paratypes, Univ. Calcutta; 1 paratype, Mus. Genève) sous une meule de foin le 27. IV. 1971.

9. **Cautomus (s. str.) venustus** n. sp.

Long. 1,75-1,85 mm. Longueur et largeur du pronotum d'un exemplaire de 1,8 mm: 0,55 et 0,82 mm; longueur et largeur des élytres: 1,10 et 0,85 mm. Diffère d'*hystriculus* par les téguments plus brillants, non chagrinés sur les élytres, par le frontoclypéus ni réticulé ni chagriné mais fortement ponctué déjà au niveau de l'insertion des antennes, par les articles 4 et 5 des antennes plus courts, à peine plus longs que larges, par le bord antérieur du pronotum indistinctement rebordé et moins concave, par la saillie des angles postérieurs du pronotum plus petite, par la ponctuation des élytres mieux marquée, plus profonde, par l'interstrie 13 nettement plus élevé dans la moitié postérieure de l'élytre, par les épisternes prothoraciques ponctués comme le pronotum, par la dépression assez profonde de l'apophyse mésosternale, par la carène prosternale sans crête médiane chez le ♂ et par l'éperon plus petit des tibias 1.

Edéage (fig. 33, 43 et 51). Long. 0,44-0,46 mm. Lame apicale assez large, d'abord nettement atténuée, plus subparallèle, enfin arrondie à l'apex. Paramères particulièrement bien développés.

Cette espèce est très étroitement apparentée à *latus*; elle en diffère surtout par son corps moins élargi, ses antennes un peu plus allongées et par l'édéage (lame apicale et armature du sac interne).

Thaïlande. Sakaerat Experimental Station dans l'est du pays, pas loin de la frontière cambodgienne, 3 ♂ 6 ♀ (Franz) (1 ♂, holotype et 6 paratypes, Coll. Franz; 2 paratypes, Mus. Genève) dans des tamisages de vieilles écorces et de bois pourri le 14. VIII. 1970.

Cautomus (s. str.) spp.

J'ai encore pu étudier deux exemplaires qui appartiennent à deux espèces nouvelles mais que je ne peux pas décrire en raison de leur mauvais état de conservation.

Le premier, monté en préparation microscopique après avoir été disséqué, semble proche de *crassus*; il présente comme ce dernier des saillies arrondies sur les côtés du pronotum dès les angles antérieurs, de plus en plus grandes d'avant en arrière; mais celles-ci sont au nombre de neuf de chaque côté, la dernière étant confondue avec les angles postérieurs. Cette espèce diffère également de *crassus* par sa taille plus faible (largueur du pronotum: 0,95 mm; longueur des élytres: 1,35 mm). Elle a été trouvée à Sumatra: entre Takengan et Bireuen, 1 ♀ (C.T. & B.B. Brues) (Mus. Cambridge, U.S.A.) en juin 1937.

Le second, conservé à sec, semble plutôt proche de *striatus*; il diffère de ce dernier par sa ponctuation formée de points un peu plus petits mais très serrés, par ses antennes plus courtes, par la présence de deux paires de petits tubercules saillants sur le bord postérieur du pronotum; il présente un édéage voisin de celui d'*hystriculus* mais avec un tegmen presque symétrique (fig. 34) tout à fait remarquable. Cette espèce diffère également de *striatus* par sa taille plus faible (longueur et largeur du pronotum: 0,55 et 0,79 mm; longueur des élytres: 1,15 mm). Elle a été trouvée dans une localité que je n'ai pas pu situer: Smiga, 1 ♂ le 12. XI. 1915 (Mus. Berlin).

II. **Sous-genre Leptoxycheilus** n. subgen.

Antennes de dix articles (fig. 15). Tarses de quatre articles (fig. 25). Yeux plus ou moins développés. Ailes atrophiées, non fonctionnelles. Elytres soudés, avec chacun neuf à treize stries de points plus ou moins alignés et six ou sept rangées de soies dressées. Scutellum peu développé ou atrophié. Base de l'apophyse mésosternale avec une dépression lisse assez profonde limitée de chaque côté par une petite dent triangulaire; cette dépression est cependant ponctuée, superficielle et sans dents chez *macrops*, ponctuée et peu profonde chez *sugerens*. Sac interne de l'édéage formé d'un flagelle plus ou moins long. Espèce-type: *C. sugerens* n. sp.

Groupe de philippinensis

Yeux relativement bien développés, formés chacun de vingt-cinq à trente ommatidies. Structure de la face dorsale du métathorax très semblable à celle des espèces ailées (cf. p. 000). Chaque élytre avez treize stries de points plus ou moins alignés et sept rangées de soies dressées localisées sur les interstries 2, 4, 6, 8, 10, 12 et 13. Scutellum bien distinct, transverse, arrondi sur son bord postérieur. Je réunis dans ce groupe les espèces *philippinensis* n. sp. et *macrops* n. sp.

10. **Cautomus (Leptoxycheilus) philippinensis** n. sp.

Long. 1,8 mm. Longueur et largeur du pronotum: 0,54 et 0,82 mm; longueur et largeur des élytres: 1,13 et 0,85 mm. Forme générale en ovale allongé relativement peu convexe. Coloration d'un brun rougeâtre peu foncé. Téguments de la face dorsale brillants, très nettement ponctués, parsemés de soies de longueur moyenne (0,05 mm) un peu élargies de la base à l'apex. Frontoclypéus lisse et brillant dans sa partie antérieure, fortement ponctué déjà au niveau de l'insertion des antennes. Article 2 de celles-ci une fois et demie plus long que large, 3 presque deux fois plus long que large, 4 légèrement plus long que large, 5 et 6 nettement plus larges que longs, 7 et 8 transverses. Pronotum orné d'une petite dépression superficielle de chaque côté du disque, au milieu; bord antérieur finement rebordé, assez concave; bord postérieur finement rebordé et un peu convexe au milieu, non rebordé et droit de part et d'autre de celui-ci; côtés ornés chacun de cinq petites saillies arrondies presque égales prolongées par une soie; angles postérieurs droits. Ponctuation du pronotum formée de points assez gros, plus ou moins polygonaux en raison de leur contiguïté, assez profonds. Elytres ornés chacun sur leur bord antérieur d'un petit tubercule arrondi et saillant; pli épipleural distinct en vue dorsale jusqu'au tiers antérieur, orné de trois ou quatre petites dents prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée de points semblables à ceux du pronotum mais plus arrondis, plus petits cependant en arrière et le long du pli épipleural, distinctement alignés sur treize stries (la dernière tangente au pli épipleural); interstries 8, 10, 12 et 13 un peu surélevés. Fémurs 3 de largeur normale (0,15 mm). Carène prosternale très élevée, large, sans crête médiane, un peu saillante dans sa partie antérieure.

Caractères sexuels du mâle. Tibias armés sur leur bord interne, près de l'apex, d'un éperon très petit pour les pattes intermédiaires, minuscule et peu distinct pour les pattes antérieures et postérieures.

Edéage (fig. 52). Long. 0,56 mm. Lame apicale assez large, d'abord légèrement atténuée puis très nettement près de l'apex, celui-ci arrondi. Paramères longs, grêles. Flagelle particulièrement long.

Philippines. Mindanao, Prov. Davao: Mt. McKinley, versant Est, 1 ♂ (Werner) (holotype, Mus. Chicago) trouvé à environ 1600 m le 22. VIII. 1946.

11. **Cautomus (Leptoxycheilus) macrops** n. sp.

Long. 1,15 mm. Longueur et largeur du pronotum: 0,35 et 0,52 mm; longueur et largeur des élytres: 0,76 et 0,56 mm. Forme générale en ovale allongé relativement peu convexe. Coloration d'un brun rougeâtre clair. Téguments de la face dorsale brillants, légèrement alutacés cependant sur l'avant-corps, ponctués

plutôt superficiellement, parsemés de soies de longueur moyenne (0,03 mm) un peu élargies de la base à l'apex. Frontoclypéus distinctement alutacé, avec deux ou trois points seulement entre les yeux. Article 2 des antennes presque deux fois plus long que large, 3 et 4 un peu plus larges que longs, 5, 6, 7 et 8 transverses. Pronotum régulièrement convexe; bord antérieur indistinctement rebordé, légèrement concave; bord postérieur entièrement et nettement rebordé, faiblement convexe au milieu, droit de part et d'autre de celui-ci; côtés finement crénelés sur toute la longueur, plus distinctement cependant au milieu; angles postérieurs obtus. Ponctuation du pronotum formée de points assez petits, peu profonds, séparés par des espaces plus ou moins égaux à leur diamètre. Elytres régulièrement convexes; pli épipleural distinct en vue dorsale jusqu'au milieu, orné en avant de quatre dents très petites prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée de points un peu plus petits que ceux du pronotum, un peu plus superficiels, progressivement effacés en arrière, assez irrégulièrement alignés sur treize stries (la dernière tangente au pli épipleural). Fémurs 3 de largeur normale (0,11 mm). Carène prosternale assez élevée, large, sans crête médiane. Bord postérieur du dernier sternite prolongé par une petite pointe médiane. Mâle encore inconnu.

Indonésie. Sumatra: Si-Rambé, 1 ♀ (Modigliani) (holotype, Mus. Gênes) récoltée au cours de l'hiver 1890-1891.

Groupe de sugerens

Yeux atrophiés, formés chacun de trois à six ommatidies situées au sommet d'une petite bosse (fig. 17). Face dorsale du métathorax faiblement chitinisée, formée seulement d'un grand scutum (fig. 19). Chaque élytre avec neuf à douze stries de points plus ou moins alignés et six rangées de soies dressées. Scutellum plus ou moins atrophié, souvent peu distinct, réduit à une lame très transverse ou à un petit triangle. Je réunis ici les espèces *myops* n. sp., *sugerens* n. sp., *punctatus* n. sp., *convexus* n. sp. et *longipilis* n. sp.

Les *Cautomus* les plus primitifs de ce groupe, *myops* et *sugerens*, présentent encore douze stries de points réguliers relativement bien alignés et des soies dressées sur les interstries 2, 4, 6, 8, 10 et 12. Chez l'espèce la plus évoluée, *longipilis*, les points de la partie externe de l'élytre fusionnent généralement deux par deux entre les interstries sétigères primitifs 6, 8, 10 et 12, d'où diminution du nombre des stries et des interstries (de douze à neuf) et augmentation de la taille des points et de l'irrégularité de leur alignement; les six rangées de soies dressées ont conservé leur emplacement mais elles sont en fait localisées chez cette espèce sur les interstries 2, 4, 6, 7, 8 et 9. Cette fusion des stries externes est moins

développée mais cependant déjà bien marquée chez les deux espèces *punctatus* et *convexus*.

12. Cautomus (Leptoxycheilus) myops n. sp.

Long. 1,2-1,3 mm Longueur et largeur du pronotum d'un exemplaire de 1,2 mm: 0,40 et 0,56 mm; longueur et largeur des élytres: 0,73 et 0,61 mm. Forme générale en ovale allongé relativement peu convexe. Coloration d'un brun rougeâtre clair. Téguments de la face dorsale brillants, très légèrement alutacés cependant sur l'avant-corps, nettement ponctués, parsemés de soies assez longues (0,05-0,06 mm) faiblement renflées dans la partie apicale. Fontoclypéus brillant, distinctement alutacé, avec quelques points seulement entre l'insertion des antennes et les yeux. Article 2 des antennes presque deux fois plus long que large, 3 légèrement ou un peu plus long que large, 4 un peu ou nettement plus large que long, 5, 6, 7 et 8 transverses. Pronotum régulièrement convexe; bord antérieur indistinctement rebordé, à peine concave; bord postérieur entièrement et nettement rebordé, un peu convexe au milieu, droit de part et d'autre de clui-ci; côtés imperceptiblement crénelés; angles postérieurs obtus. Ponctuation du pronotum formée de points relativement petits, peu profonds, séparés sur le disque par des espaces un peu supérieurs à leur diamètre, presque contigus sur les côtés. Scutellum réduit à une petite lame très transverse à bord postérieur arrondi. Elytres régulièrement convexes; pli épipleural bien distinct en vue dorsale jusqu'au milieu, orné sur son tiers antérieur de trois ou quatre dents très petites prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée de points légèrement plus petits en avant que ceux du pronotum, nettement plus petits en arrière, plus ou moins alignés sur douze stries (la dernière tangente au pli épipleural). Fémurs 3 de largeur normale (0,13 mm). Carène prosternale relativement peu élevée, large, sans crête médiane.

Caractères sexuels du mâle. Tibias 2 et 3 armés sur leur bord interne, près de l'apex, d'un éperon très petit.

Edéage (fig. 53). Long. 0,42-0,43 mm. Lame apicale assez large, un peu et régulièrement atténuée, arrondie sur son bord postérieur. Flagelle particulièrement long.

Népal. Kokarna près de Kathmandu, 2 ♂ 2 ♀ (Franz) (1 ♂, holotype et 1 paratype, Coll. Franz; 2 paratypes, Mus. Genève) trouvés dans des tamisages en forêt le 3. VIII. 1970.

13. Cautomus (Leptoxycheilus) sugerens n. sp.

Long. 1,45-1,6 mm. Longueur et largeur du pronotum d'un exemplaire de 1,55 mm: 0,48 et 0,65 mm; longueur et largeur des élytres: 0,96 et 0,71 mm. Forme générale en ovale allongé relativement peu convexe. Coloration d'un brun

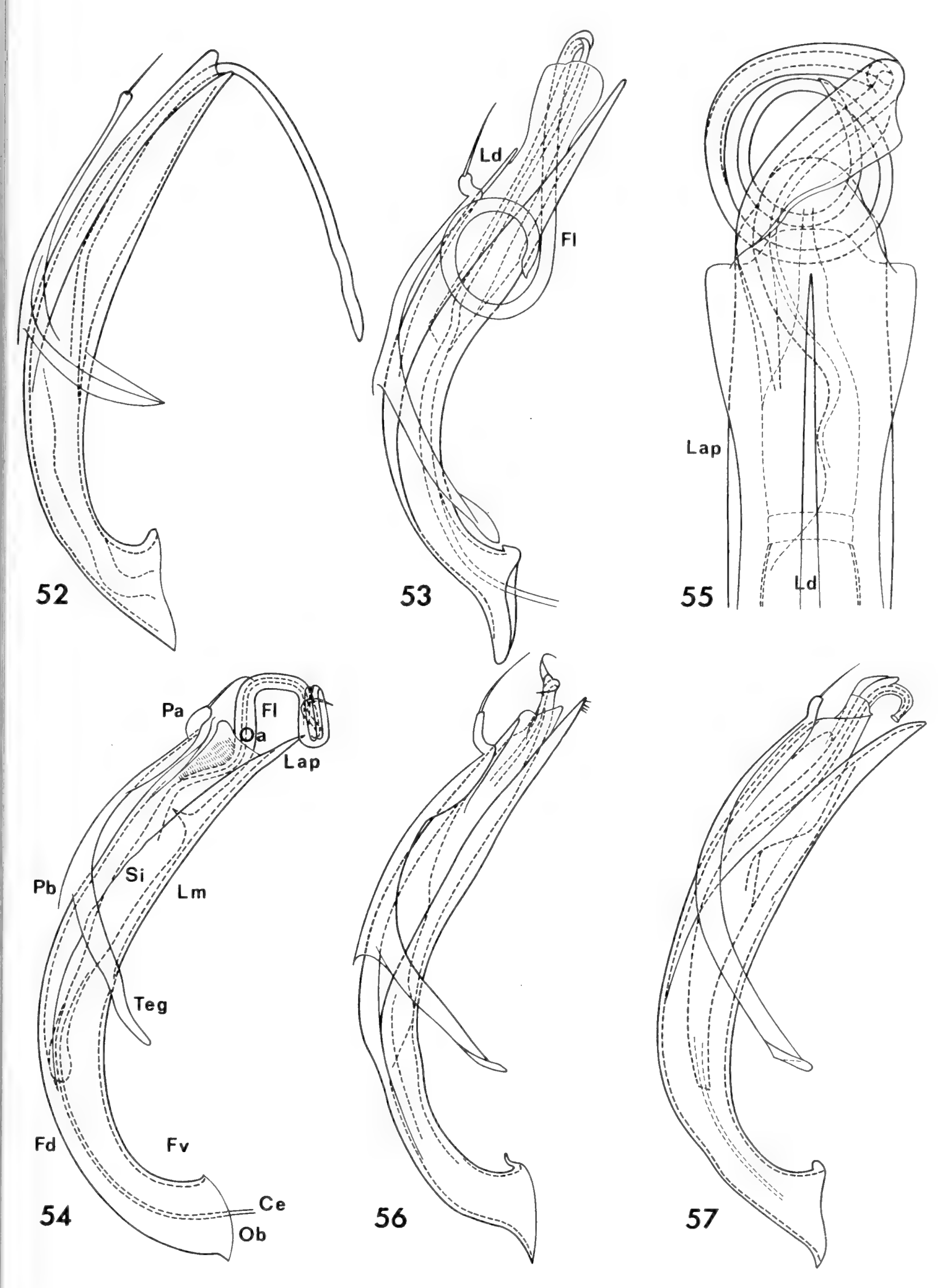


FIG. 52 à 57.

Cautomus des groupes de *philippinensis* et de *sugerens*, édéage, face latérale gauche (sauf fig. 55). — 52. *C. (Leptoxycheilus) philippinensis* n. sp. — 53. *C. (Leptoxycheilus) myops* n. sp. — 54. *C. (Leptoxycheilus) sugerens* n. sp. — 55. Id., extrémité de l'édéage, face dorsale. — 56. *C. (Leptoxycheilus) punctatus* n. sp. — 57. *C. (Leptoxycheilus) longipilis* n. sp.

Ce: canal éjaculateur; Fd: face dorsale; Fl: flagelle; Fv: face ventrale; Lap: lame apicale; Ld: lame dorsale; Lm: lobe médian; Oa: orifice apical; Ob: orifice basal; Pa: paramère; Pb: pièce basale du tegmen; Si: sac interne; Teg: tegmen.

rougeâtre foncé. Téguments de la face dorsale brillants mais distinctement réticulés sur la tête et légèrement alutacés sur le pronotum, nettement ponctués, parsemés de soies assez longues (0,06-0,07 mm) atténuées en pointe dans la partie apicale tout en étant très finement barbelées. Frontoclypéus non ponctué ou avec seulement deux ou trois points entre les yeux, distinctement réticulé, les mailles de ce réseau très petites et légères tout en avant, progressivement plus grandes et mieux marquées jusqu'au niveau de l'insertion des antennes. Article 2 de celles-ci (fig. 15) deux fois à deux fois et demie plus long que large, 3 aussi long ou légèrement plus long que large, 4 légèrement ou un peu plus long que large, 5 et 6 aussi larges ou un peu plus larges que longs, 7 et 8 transverses. Pronotum orné d'une petite dépression superficielle plus ou moins distincte de chaque côté du disque, au milieu; bord antérieur indistinctement rebordé, à peine concave; bord postérieur entièrement et nettement rebordé, légèrement convexe au milieu, droit de part et d'autre de celui-ci; côtés imperceptiblement crénelés; angles postérieurs obtus. Ponctuation du pronotum formée de points relativement petits, profonds, séparés par des espaces inférieurs à leur diamètre mais souvent un peu moins serrés dans la partie basale médiane du pronotum. Scutellum réduit à une lame peu distincte très transverse. Elytres régulièrement convexes; pli épipleural bien distinct en vue dorsale jusqu'au milieu ou au tiers antérieur, orné sur celui-ci de trois ou quatre petites dents prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée de points un peu plus gros en avant que ceux du pronotum, un peu plus petits en arrière, plus ou moins alignés sur douze stries (la dernière tangente au pli épipleural). Fémurs 3 de largeur normale (0,14 mm). Carène prosternale relativement peu élevée, large et aplatie.

Caractères sexuels du mâle. Tibias 1, 2 et 3 armés sur leur bord interne, près de l'apex, d'un petit éperon (fig. 21, 22 et 23).

Edéage (fig. 35, 54 et 55). Longueur 0,60 mm. Lame apicale assez large, subparallèle, arrondie sur son bord postérieur. Flagelle assez long.

Ceylan. Central: Pidurutalagala, 12 ♂ 8 ♀ (Besuchet & Löbl) (1 ♂, holotype et paratypes, Mus. Genève) à 2500 m près du sommet et 4 ♂ 1 ♀ (id.) (paratypes, Mus. Genève) à 2200 m le 29. I. 1970; Nuwara Eliya, 5 ♂ 5 ♀ (id.) (paratypes, Mus. Genève) à 1950 m le 29. I. et le 15. II. 1970; Hakgala, 13 ♂ 3 ♀ (id.) (paratypes, Mus. Genève) à 1800 m le 16. I. 1970; Horton Plains, 1 ♂ (id.) (paratype, Mus. Genève) à 2100 m le 15. II. 1970. Uva: Haputale, 1 ♂ 2 ♀ (id.) (paratypes, Mus. Genève) à 1350 m le 23. I. 1970. Dans des tamisages en forêt.

14. **Cautomus (Leptoxycheilus) punctatus** n. sp.

Longueur 1,3-1,5 mm. Longueur et largeur du pronotum d'un exemplaire de 1,35 mm: 0,46 et 0,65 mm; longueur et largeur des élytres: 0,90 et 0,70 mm. Forme générale en ovale allongé assez convexe. Coloration d'un brun rougeâtre

foncé. Téguments de la face dorsale brillants, fortement ponctués, parsemés de soies très longues (0,11-0,12 mm) atténuées en pointe. Frontoclypéus non ponctué, lisse et brillant en avant, puis orné de trois ou quatre rides transversales courbées, prolongées longitudinalement sur la tête dès le niveau de l'insertion des antennes. Article 2 de celles-ci deux fois plus long que large, 3 et 4 un peu ou nettement plus longs que large, 5 un peu plus large que long, 6, 7 et 8 transverses. Pronotum régulièrement convexe; bord antérieur indistinctement rebordé, légèrement convexe; bord postérieur entièrement et nettement rebordé, faiblement mais assez régulièrement convexe jusqu'aux angles postérieurs; ceux-ci obtus, arrondis; côtés non ou à peine distincts en vue dorsale, ornés chacun de quatre saillies arrondies de plus en plus grandes d'avant en arrière, prolongées par une soie. Ponctuation du pronotum formée de points assez gros plus ou moins polygonaux en raison de leur contiguïté, profonds. Scutellum réduit à une lame transverse peu distincte, plus ou moins triangulaire. Elytres réunis un peu plus longs que larges en vue dorsale, régulièrement convexes; pli épipleural orné sur son quart antérieur de deux ou trois petites saillies arrondies, visibles en vue dorsale, prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée de points égaux à ceux du pronotum sur la strie suturale (1), un peu plus gros sur les cinq ou six stries suivantes, nettement plus gros sur les quatre stries externes, la dernière (10 ou 11 suivant les exemplaires) tangente au pli épipleural; ces points ne sont vraiment alignés que sur la première et la dernière strie; les deux derniers interstries bien distincts, un peu surélevés. Fémurs 3 de largeur normale (0,13 mm). Carène prosternale relativement peu élevée, particulièrement large dans sa partie basale, nettement atténuée en avant, sans crête médiane.

Pas de caractères sexuels apparents chez le mâle.

Edéage (fig. 56). Longueur 0,54-0,56 mm. Lame apicale nettement et régulièrement atténuée, arrondie sur son bord postérieur. Flagelle court.

Ceylan. Central: Nuwara Eliya, 4 ♂, 1 ♀ et 34 ex. (Besuchet & Löbl) (1 ♂, holotype et paratypes, Mus. Genève) à 1950 m. le 29. I. et le 15. II. 1970 dans des tamisages en forêt au pied du Pidurutalagala, avec *C. sugerens*.

15. **Cautomus (Leptoxycheilus) convexus** n. sp.

Longueur 1,1-1,3 mm. Longueur et largeur du pronotum d'un exemplaire de 1,25 mm: 0,42 et 0,65 mm; longueur et largeur des élytres: 0,82 et 0,72 mm. Diffère de *punctatus*, avec lequel il est étroitement apparenté, par sa forme générale plus ramassée et plus convexe, par la ponctuation de la partie basale médiane du pronotum formée de points plus espacés, séparés par des espaces plus ou moins égaux à leur diamètre, par les élytres réunis à peu près aussi longs que larges en vue dorsale (c'est la longueur réelle qui est donnée en début de description

dans les mensurations du pronotum et des élytres) et par la ponctuation de ceux-ci un peu moins serrée.

L'édéage et la spermathèque ne diffèrent chez les *Cautomus punctatus* et *convexus* que par leurs dimensions, respectivement 0,54-0,56 et 0,105 mm chez le premier, 0,51-0,53 et 0,09 mm chez le second.

Ceylan. Uva: Haputale, 3 ♂, 3 ♀ et 30 ex. (Besuchet & Löbl) (1 ♂, holotype et paratypes, Mus. Genève) à 1350 m le 23. I. 1970, 1 ♀ et 4 ex. (Mussard) (paratypes, Mus. Genève) à 1500 m le 17. I. 1965; Wellawaya, 1 ♂ et 1 ex. (Mussard) (paratypes, Mus. Genève) à 300 m le 17. I. 1965. Sabaragamuwa: Kalawana, 1 ♀ (Besuchet & Löbl) (paratype, Mus. Genève) le 20. I. 1970. Dans des tamisages en forêt.

16. **Cautomus (Leptoxycheilus) longipilis** n. sp.

Longueur 1,6 mm. Longueur et largeur du pronotum: 0,52 et 0,74 mm; longueur et largeur des élytres: 0,95 et 0,80 mm. Diffère de *punctatus* par les soies de la face dorsale encore plus longues (0,12-0,13 mm), par le frontoclypéus lisse et brillant en avant puis nettement et finement chagriné comme toute la face dorsale de la tête, par les antennes un peu plus longues (article 2 un peu plus de deux fois plus long que large, 3 une fois et demie plus long que large, 4 un peu plus long que large, 5 un peu plus large que long, 6 nettement plus large que long, 7 et 8 transverses), par les angles postérieurs du pronotum obtus mais non arrondis, par les côtés de celui-ci ornés chacun de trois faibles saillies arrondies un peu plus grandes cependant d'avant en arrière et prolongées par une soie, par la ponctuation du pronotum formée de points encore un peu plus gros, par le pli épipleural fortement sinueux en vue latérale (faiblement chez les autres espèces), par la ponctuation des élytres formée de points irrégulièrement alignés sur neuf stries (cf. p. 000), plus petits que ceux du pronotum sur la strie suturale, à peu près de même dimension sur les stries 2 à 5, plus gros sur les stries externes, par les fémurs 3 assez robustes (0,18 mm), enfin par les caractères sexuels et l'édéage.

Caractères sexuels du mâle. Tibias 1 inermes; tibias 2 prolongés à l'extrémité du bord interne par deux éperons robustes assez grands, l'un un peu plus long sur la face postérieure du tibia, l'autre un peu plus court sur la face antérieure; tibias 3 armés sur leur bord interne, près de l'apex, d'un petit éperon bien distinct. Dernier sternite orné au milieu d'une bosse arrondie portant une pubescence assez serrée, formée de soies de longueur moyenne dirigées en arrière.

Edéage (fig. 57). Longueur 0,62 mm Lame apicale assez large, légèrement atténuée, arrondie sur son bord postérieur. Flagelle court.

Ceylan. Central: Hatton, montagne boisée à l'Est de la ville, 1 ♂ (Besuchet & Löbl) (holotype, Mus. Genève) à 1400 m dans un tamisage en forêt le 9. II. 1970.

III. Sous-genre **Paracautomus** Heinze

Antennes de neuf articles (fig. 16). Tarses de quatre articles. Yeux peu développés, formés chacun de quelque huit à dix ommatidies. Ailes atrophiées, non fonctionnelles. Elytres non soudés, avec chacun douze ou treize stries de points plus ou moins alignés et sept rangées de soies dressées. Scutellum peu développé, bien distinct cependant, transverse, arrondi sur son bord postérieur. Base de l'apophyse mésosternale ponctuée, sans aucune dépression. Sac interne de l'édéage formé d'un flagelle plus ou moins long; paramères (fig. 36 et 58) peu développés, soudés le long du bord interne. Je réunis ici les espèces *reticulatus* n. sp., *nitidus* n. sp. et *javanus* Heinze (espèce-type).

17. **Cautomus (Paracautomus) reticulatus** n. sp.

Longueur 1,1 mm. Longueur et largeur du pronotum de l'holotype: 0,38 et 0,55 mm; longueur et largeur des élytres: 0,70 et 0,60 mm. Forme générale en ovale allongé relativement peu convexe. Coloration d'un brun rougeâtre clair. Téguments plutôt mats sur la tête et le pronotum car densément réticulés et superficiellement ponctués, brillants et plus nettement ponctués sur les élytres, parsemés de soies assez courtes (0,02 mm) faiblement élargies de la base à l'apex. Frontoclypéus distinctement alutacé, avec deux ou trois points entre les yeux. Article 2 des antennes (fig. 16) une fois et demie plus long que large, 3 légèrement plus long que large, 4, 5, 6 et 7 transverses; les deux articles de la massue ne présentent pas les très longues soies qui existent chez les autres espèces. Pronotum orné d'une petite dépression superficielle de chaque côté du disque, au milieu; bord antérieur non rebordé, faiblement concave; bord postérieur nettement rebordé, un peu convexe au milieu, droit de part et d'autre de celui-ci; côtés finement crénelés sur toute la longueur; angles postérieurs obtus. Ponctuation du pronotum formée de petits points superficiels peu distincts, épars sur le disque, presque contigus sur les côtés; réticulation des téguments formée de mailles bien marquées, très petites, non confluentes. Elytres réunis faiblement plus longs que larges en vue dorsale, ornés sur la suture, l'interstrie et la strie 1 d'un sillon bien marqué, progressivement plus large et plus profond du milieu jusqu'à l'apex des élytres; pli épipleural bien distinct en vue dorsale jusqu'au tiers postérieur, orné sur son tiers antérieur de quatre à six petites dents prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée en avant de points aussi petits que ceux du pronotum mais un peu plus profonds, plus petits en arrière, assez serrés et relativement bien alignés sur treize stries. Fémurs 3 très larges (0,15 mm). Carène prosternale relativement peu élevée, large, sans crête médiane.

Caractères sexuels du mâle. Tibias 1, 2 et 3 armés sur leur bord interne, près de l'apex, d'un petit éperon robuste.

Edéage (fig. 58 et 59). Longueur 0,39-0,40 mm. Lame apicale d'abord un peu atténuée, puis subparallèle, enfin élargie et arrondie sur son bord postérieur. Paramères très courts, saillants. Flagelle court.

Malaisie. Johore: Kahang, Kluang Road, 2 ♂ (Murphy) (holotype et paratype, Mus. Genève) dans du bois pourri le 14. VIII. 1962.

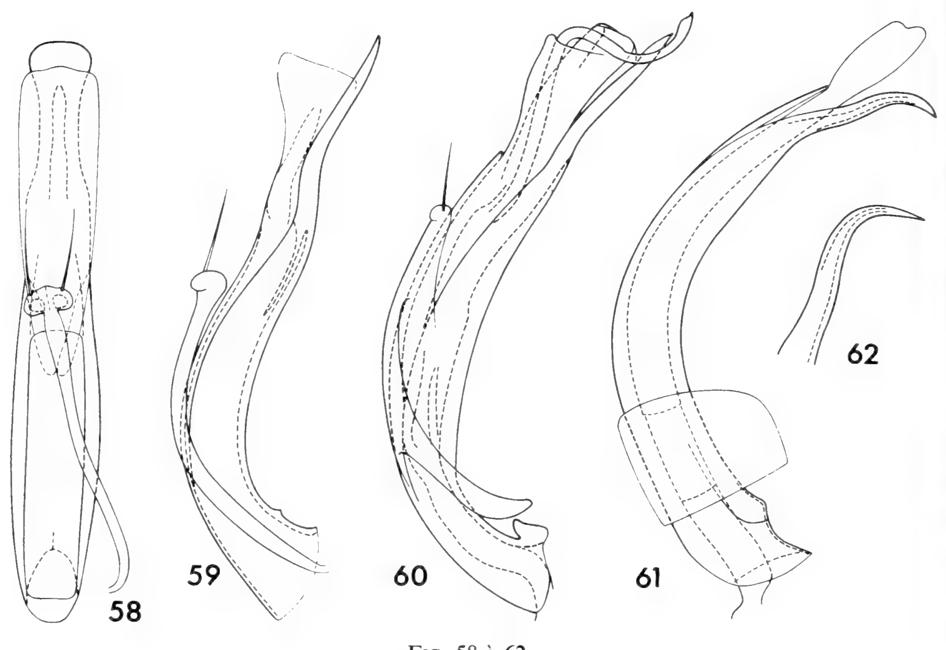


Fig. 58 à 62.

Cautomus, édéage. — 58. *C. (Paracautomus) reticulatus* n. sp., face dorsale. — 59. Id., face latérale gauche. — 60. *C. (Paraçautomus) nitidus* n. sp., id. — 61. *C. (Aculagnathus) mirabilis* Oke de Jenolan, id. — 62. Id., de Belgrave, lame apicale, face latérale gauche.

18. **Cautomus (Paracautomus) nitidus** n. sp.

Longueur 1,15 mm. Longueur et largeur du pronotum: 0,38 et 0,56 mm; longueur et largeur des élytres: 0,76 et 0,63 mm. Diffère de *reticulatus* par sa coloration un peu plus foncée, par les soies, de la face dorsale plus longues (0,03 mm), par l'article 3 des antennes nettement plus long que large, par les téguments du pronotum brillants, à peine alutacés, ponctués de points bien distincts, peu profonds, séparés par des espaces plus ou moins égaux à leur diamètre sauf dans la faible dépression latérale où ils sont contigus, par les côtés du pronotum un peu moins finement et de ce fait plus visiblement crénelés, par le pli épipleural distinct en vue dorsale jusqu'au milieu des élytres, par la ponctuation de ceux-ci mieux marquée mais moins serrée et plus désordonnée, formée en avant de points un peu plus petits que ceux du pronotum, nettement plus

petits en arrière, irrégulièrement disposés sur douze stries (les points ne sont vraiment alignés que sur la strie suturale), par les fémurs 3 un peu moins robustes (0,14 mm), enfin par l'édéage (fig. 36 et 60; longueur 0,51 mm) aux paramères moins saillants et au flagelle plus long.

Malaisie. Selangor: Ulu Gombak Forest Res., Univ. Malaya Field Studies Center, 1 ♂ (Crozier) (holotype, Mus. Chicago) à 250 m dans la forêt ombrophile le 3.VIII.1967.

19. Cautomus (Paracautomus) javanus Heinze

Cautomus (Paracautomus) javanus HEINZE, 1944 *b*: 31, fig. 14; type: ♀, Java (! Mus. Hambourg).

Longueur 1,6 mm. Longueur et largeur du pronotum: 0,49 et 0,72 mm; longueur et largeur des élytres: 1,00 et 0,77 mm. Forme générale en ovale allongé peu convexe. Coloration d'un brun rougeâtre clair. Téguments de la face dorsale brillants, légèrement alutacés cependant sur l'avant-corps, nettement ponctués, parsemés de soies assez longues (0,07-0,08 mm) à peine élargies de la base à l'apex. Frontoclypéus brillant, légèrement alutacé, avec quelques points entre les yeux. Articles 2 et 3 des antennes une fois et demie plus longs que larges, 4 et 5 un peu plus larges que longs, 6 et 7 transverses. Pronotum régulièrement convexe; bord antérieur non rebordé, faiblement concave; bord postérieur nettement rebordé, un peu convexe au milieu, droit de part et d'autre de celui-ci; côtés finement crénelés sur toute la longueur; angles postérieurs obtus. Ponctuation du pronotum formée de points relativement petits, profonds, séparés sur le disque par des espaces plus ou moins égaux à leur diamètre, presque contigus sur les côtés. Elytres avec chacun une dépression superficielle en arrière de la région humérale; pli épipleural bien distinct en vue dorsale jusqu'au milieu, orné sur son tiers antérieur de quatre petites dents prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée de points légèrement plus gros en avant que ceux du pronotum, un peu plus petits en arrière, espacés et disposés de façon irrégulière sur douze stries semble-t-il; ils sont cependant assez bien alignés le long de la suture et du pli épipleural. Fémurs 3 de largeur normale (0,14 mm). Carène prosternale relativement peu élevée, large, sans crête médiane. Mâle encore inconnu.

Indonésie. Java, sans indication précise de localité (« Java, Eing. 1925 Nr 10. »), 1 ♀ (Mus. Hambourg).

IV. Sous-genre Aculagnathus Oke, stat. nov.

Tarses de trois articles (fig. 26). Antennes de neuf ou de dix articles. Yeux relativement peu développés, formés chacun d'une vingtaine d'ommatidies. Ailes partiellement atrophiées, non fonctionnelles. Elytres non soudés, avec chacun treize stries de points, assez bien alignés sur les six premières, plus irré-

gulièrement disposés sur les autres, et sept rangées de soies dressées localisées sur les interstries 2, 4, 6, 8, 10, 12 et 13. Scutellum peu développé, bien distinct cependant, transverse, arrondi sur son bord postérieur. Base de l'apophyse mésosternale avec une faible dépression ponctuée. Edéage avec un tegmen très particulier (fig. 61), en forme de gaine symétrique, sans paramères ni soies (cf. p. 000); sac interne sans armature chitineuse.

Je place ici les espèces *pusillus* n. sp., représentée pour l'instant par une seule femelle, et *mirabilis* (Oke). Il faudra peut-être un jour séparer ces deux *Aculagnathus* dans des sous-genres distincts en raison du nombre des articles antennaires. Mais il faut aussi remarquer que l'article 3 de *C. mirabilis* est anormalement long, comme s'il était formé par la fusion de deux articles. C'est en définitive les caractères de l'édéage qui permettront de résoudre cette question.

20. **Cautomus (Aculagnathus) pusillus** n. sp.

Longueur 1,05 mm. Longueur et largeur du pronotum: 0,33 et 0,47 mm; longueur et largeur des élytres: 0,65 et 0,51 mm. Forme générale en ovale allongé assez convexe. Coloration d'un brun rougeâtre clair. Téguments de la face dorsale brillants, nettement ponctués, parsemés de soies assez courtes (0,02 mm) à peine élargies de la base à l'apex. Frontoclypéus brillant, non alutacé, ponctué superficiellement dès le niveau de l'insertion des antennes. Celles-ci de dix articles; article 2 une fois et demie plus long que large, 3 et 4 un peu plus larges que longs, 5, 6, 7 et 8 transverses. Pronotum orné d'une petite dépression superficielle de chaque côté du disque, au milieu; bord antérieur indistinctement rebordé, faiblement concave; bord postérieur très finement rebordé, un peu convexe au milieu, droit de part et d'autre de celui-ci; côtés ornés chacun de trois ou quatre petites saillies arrondies prolongées par une soie; angles postérieurs obtus. Ponctuation du pronotum formée de points relativement petits, superficiels, séparés sur le disque par des espaces plus ou moins égaux à leur diamètre, presque contigus sur les côtés. Elytres régulièrement convexes; pli épipleural distinct en vue dorsale jusqu'au tiers postérieur, orné sur son quart antérieur de trois dents très petites prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée de points un peu plus petits en avant que ceux du pronotum mais plus profonds, nettement plus petits en arrière. Fémurs 3 de largeur normale (0,095 mm). Carène prosternale assez élevée, un peu prolongée en avant, sans crête médiane. Premier article des tarses avec une pubescence normale, formée de soies grêles comme chez les autres *Cautomus*. Mâle encore inconnu.

Thaïlande. Péninsule de Malacca: Kachong Reserve Station, près de Trang, 1 ♀ (Franz) (holotype, Coll. Franz) le 19.VIII.1970.

21. Cautomus (Aculagnathus) mirabilis (Oke)

Aculagnathus mirabilis OKE, 1932: 23, fig. 1-6; type: Belgrave près de Melbourne/ Australie (Mus. Melbourne).
Aculagnathus mirabilis BRITTON, 1970: 594, fig. 30.80.A.

Longueur 1,4-1,5 mm. Longueur et largeur du pronotum d'un paratype de 1,4 mm: 0,42 et 0,62 mm; longueur et largeur des élytres: 0,84 et 0,66 mm. Forme générale en ovale allongé relativement peu convexe. Coloration d'un brun rougeâtre clair. Téguments de la face dorsale brillants, nettement ponctués, parsemés de soies assez courtes (0,02-0,03 mm) à peine élargies de la base à l'apex. Frontoclypéus brillant, non alutacé, ponctué superficiellement déjà avant le niveau de l'insertion des antennes. Celles-ci de neuf articles; article 2 presque deux fois plus long que large, 3 deux fois et demie plus long que large, 4 et 5 un peu plus larges que longs, 6 et 7 transverses. Pronotum orné d'une petite dépression superficielle de chaque côté du disque, au milieu; bord antérieur très finement rebordé, légèrement concave en vue dorsale; bord postérieur également très finement rebordé, un peu convexe au milieu, droit de part et d'autre de celui-ci; côtés plus ou moins nettement échancrés près des angles postérieurs, ornés chacun de trois ou quatre petites saillies arrondies prolongées par une soie; angles postérieurs droits. Ponctuation du pronotum formée de points relativement petits, peu profonds, séparés sur le disque par des espaces plus ou moins égaux à leur diamètre, presque contigus sur les côtés. Elytres régulièrement convexes; pli épipleural bien distinct en vue dorsale jusqu'au tiers postérieur, orné sur son tiers antérieur de quatre à six petites dents prolongées chacune par une soie. Ponctuation des élytres formée de points un peu plus petits en avant que ceux du pronotum mais plus profonds, nettement plus petits en arrière. Fémurs 3 de largeur normale (0,14 mm). Carène prosternale assez élevée, un peu prolongée en avant, sans crête médiane. Premier article des tarses 1 et 2 (fig. 26) orné sur sa face ventrale de deux rangées de soies élargies mais peu chitinisées.

Caractères sexuels du mâle. Tibias 1, 2 et 3 inermes. Métasternum orné sur toute sa longueur d'une dépression peu profonde aussi longue que large qui se prolonge sur la base du premier sternite apparent, entre les hanches postérieures; cette dépression porte une pubescence assez serrée formée de petites soies.

Edéage (fig. 61 et 62). Longueur 0,46-0,50 mm. Lame apicale plus ou moins allongée, d'abord un peu atténuée, puis subparallèle, enfin tronquée sur son bord postérieur; elle est plus ou moins courbée en vue latérale. Pour le tegmen, cf. p. 000 et 000.

Australie. New South Wales: 15 miles à l'Est de Jenolan, 1 ♂ immature (Britton & Mound) (CSIRO, Canberra) dans une forêt d'eucalyptus le 3.IV.1968. Victoria: Belgrave, près de Melbourne, 1 ♂ (Oke) (paratype, Mus. Melbourne)

5 ex. ont été récoltés en tout dans cette localité (NEBOISS, 1964: 144) dans des nids de la fourmi *Amblyopone australis*.

Les deux mâles que j'ai pu étudier ne présentent pas tout à fait le même édéage. Chez l'exemplaire de Jenolan (fig. 61; longueur 0,46 mm, sac interne non compris), le lobe médian est un peu plus robuste, un peu plus courbé, prolongé par une lame apicale plus courte, plus large, sinueuse en vue latérale. Chez le paratype de Belgrave (fig. 62; longueur 0,50 mm), le lobe médian est un peu moins robuste, moins arqué, prolongé par une lame apicale plus longue, plus grêle, courbée à angle droit en vue latérale. La découverte et l'étude de nouveaux exemplaires permettront d'interpréter cette différence.

Tableau des Cautomus Sharp

Il me paraît nécessaire de résumer les principaux caractères spécifiques externes des Aculagnathides actuellement connus sous forme de tableau synoptique.

1	Tarses de 4 articles	2
—	Tarses de 3 articles (subg. **Aculagnathus** Oke)	20
2	Antennes de 11 articles (subg. **Cautomus** s. str.)	4
—	Antennes de 10 ou de 9 articles par suite de l'atrophie complète d'un ou de deux articles du funicule	3
3	Antennes de 10 articles (subg. **Leptoxycheilus** m.)	12
—	Antennes de 9 articles (subg. **Paracautomus** Heinze)	18
4	Longueur égale ou supérieure à 3 mm. Bord postérieur du pronotum entièrement rebordé. Bord antérieur des élytres sans tubercules saillants (groupe de *singularis*)	5
—	Longueur inférieure à 3 mm. Bord postérieur du pronotum rebordé au milieu seulement. Bord antérieur de chaque élytre avec deux petits tubercules saillants (groupe d'*hystriculus*)	8
5	Ponctuation du pronotum très dense, les points presque contigus, séparés ici et là par de petites bosses arrondies. Elytres séparément arrondis à l'apex. Avant-dernier et dernier sternite du ♂ ornés chacun d'une saillie arrondie. 3,0-3,1 mm. Inde méridionale . . . . **andrewesi** Grouv. (p. 120)	
—	Ponctuation du pronotum plus éparse, les points séparés sur le disque par des espaces supérieurs à leur diamètre et non relevés. Elytres réunis plus ou moins arrondis à l'apex. Pas de saillie arrondie sur les deux derniers sternites des ♂	6
6	Tête avec seulement deux ou trois points entre les yeux. Extrémité des élytres un peu tronquée. Dernier sternite du ♂ orné d'une zone glabre et granuleuse sur les côtés et en avant de la dépression pubescente. 3,8 mm. Sumatra . . . . **singularis** Grouv. (p. 117)	
—	Tête nettement ponctuée entre les yeux. Extrémité des élytres arrondie. Pas de zone glabre et granuleuse sur le dernier sternite des ♂	7

7 Côtés du pronotum ornés chacun de six ou sept petites saillies arrondies. Ponctuation des élytres formée de points légèrement plus petits que ceux du pronotum mais un peu plus profonds. Dépression du dernier sternite du ♂ avec une pubescence très serrée. 3,2-3,5 mm. Sumatra, Java . . . . **elongatus** n. sp. (p. 118)

— Côtés du pronotum ornés chacun d'une douzaine de petites saillies arrondies. Ponctuation des élytres formée de points légèrement plus gros que ceux du pronotum et nettement plus profonds. Dépression du dernier sternite du ♂ avec une pubescence peu serrée. 4,0 mm. Sumatra. . . . . **distinguendus** n. sp. (p. 119)

8 Pubescence de la face dorsale formée de soies assez longues (0,09-0,10 mm), relativement grêles, légèrement élargies à l'apex. Côtés du pronotum ornés chacun dès les angles antérieurs de sept saillies arrondies de plus en plus grandes d'avant en arrière. 2,4 mm. Sumatra. . . . **crassus** Grouv. (p. 122)

— Pubescence de la face dorsale formée de soies relativement courtes (0,04-0,05 mm), plus robustes. Côtés du pronotum sans saillies arrondies près des angles antérieurs 9

9 Soies de la face dorsale faiblement élargies de la base à l'apex. Côtés du pronotum ornés chacun de six saillies arrondies particulièrement petites, égales. Chaque élytre avec douze stries de points. 2,0 mm. Sumatra. . . . . **striatus** Grouv. (p. 123)

— Soies de la face dorsale nettement élargies de la base à l'apex. Côtés du pronotum ornés de saillies arrondies de plus en plus grandes d'avant en arrière. Chaque élytre avec treize stries de points, la dernière formée cependant de points plus petits, tangents au pli épipleural 10

10 Téguments des élytres distinctement chagrinés entre les points, ceux-ci assez mal limités. Frontoclypéus d'abord lisse près du bord antérieur, ensuite réticulé, puis chagriné entre l'insertion des antennes. 1,9-2,3 mm. Japon . . . . **hystriculus** Sharp (p. 123)

— Téguments des élytres brillants, non chagrinés entre les points, ceux-ci bien marqués. Frontoclypéus ni réticulé ni chagriné mais fortement ponctué déjà au niveau de l'insertion des antennes 11

11 Angles postérieurs du pronotum nettement plus grands que les tubercules du bord antérieur des élytres. Forme générale plus large. 1,8-1,9 mm. Assam . . . . **latus** n. sp. (p. 125)

— Angles postérieurs du pronotum égaux ou à peine plus grands que les tubercules du bord antérieur des élytres. Forme générale moins large. 1,75-1,85 mm. Thaïlande . . . . **venustus** n. sp. (p. 126)

12 Yeux relativement bien développés, formés de vingt-cinq à trente ommatidies. Scutellum bien distinct, transverse, arrondi sur son bord postérieur. Pubescence de la face dorsale formée de soies de longueur moyenne (groupe de *philippinensis*) 13

— Yeux très petits, formés de trois à six ommatidies seulement. Scutellum plus ou moins atrophié, souvent peu distinct, réduit à un petit triangle ou à une lame très transverse. Pubescence de la face dorsale formée de soies longues ou très longues (groupe de *sugerens*). 14

13 Ponctuation du pronotum formée de points profonds contigus. Bord postérieur du pronotum rebordé au milieu seulement. Bord antérieur de chaque élytre avec un petit tubercule saillant. 1,8 mm. Philippines . . . .

. . . . **philippinensis** n. sp. (p. 128)

— Ponctuation du pronotum formée de points peu profonds séparés par des espaces plus ou moins égaux à leur diamètre. Bord postérieur du pronotum entièrement rebordé. Bord antérieur des élytres sans tubercule saillant. 1,15 mm. Sumatra . . . . **macrops** n. sp. (p. 128)

14 Ponctuation des élytres formée de points réguliers relativement bien alignés sur douze stries. Forme générale moins convexe, le rebord latéral du pronotum entièrement bien distinct en vue dorsale. Pubescence de la face dorsale formée de soies assez longues (0,05-0,07 mm) 15

— Ponctuation des élytres formée de points plus petits le long de la suture, plus gros près du pli épipleural, irrégulièrement alignés sur neuf ou dix stries. Forme générale très convexe, le bord latéral du pronotum non ou à peine distinct en vue dorsale. Pubescence de la face dorsale formée de soies très longues (0,09-0,13 mm) 16

15 Ponctuation des élytres plus faible, formée de points légèrement plus petits en avant que ceux du pronotum. Antennes plus courtes, les articles 5 et 6 transverses. Soies de la face dorsale faiblement renflées dans la partie apicale. 1,2-1,3 mm. Népal . . . . **myops** n. sp. (p. 130)

— Ponctuation des élytres plus forte, formée de points un peu plus gros en avant que ceux du pronotum. Antennes plus allongées, les articles 5 et 6 aussi larges ou un peu plus larges que longs. Soies de la face dorsale atténuées en pointe dans la partie apicale. 1,45-1,6 mm. Ceylan . . . . **sugerens** n. sp. (p. 130)

16 Face dorsale de la tête nettement chagrinée déjà au niveau de l'insertion des antennes. Pli épipleural fortement sinueux en vue latérale. Fémurs 3 assez robustes (0,18 mm). 1,6 mm. Ceylan . . . . **longipilis** n. sp. (p. 134)

— Face dorsale de la tête nettement ridée dès le niveau de l'insertion des antennes. Pli épipleural faiblement sinueux en vue latérale. Fémurs 3 de largeur normale (0,13 mm) 17

17 Elytres réunis un peu plus longs que larges en vue dorsale. Ponctuation de la partie basale médiane du pronotum formée de points contigus. Forme générale plus allongée, un peu moins convexe. 1,3-1,5 mm. Ceylan . . . . **punctatus** n. sp. (p. 132)

— Elytres réunis à peu près aussi longs que larges en vue dorsale. Ponctuation de la partie basale médiane du pronotum formée de points séparés par des espaces plus ou moins égaux à leur diamètre. Forme générale plus ramassée, plus convexe. 1,1-1,3 mm. Ceylan . . . . **convexus** n. sp. (p. 133)

18 Pubescence de la face dorsale formée de soies assez longues (0,07-0,08 mm). Ponctuation du pronotum et des élytres formée de points profonds. Elytres réunis nettement un peu plus longs que larges en vue dorsale. 1,6 mm. Java . . . . **javanus** Heinze (p. 137)

— Pubescence de la face dorsale formée de soies assez courtes (0,02-0,03 mm). Ponctuation du pronotum et des élytres formée de points superficiels ou peu profonds. Elytres réunis faiblement plus longs que larges en vue dorsale. . 19

19 Téguments du pronotum mats, densément réticulés, avec des points peu distincts, superficiels. Ponctuation des élytres formée de petits points serrés relativement bien alignés sur treize stries. 1,1 mm. Malaisie. . . . . **reticulatus** n. sp. (p. 135)

— Téguments du pronotum brillants, à peine alutacés, avec des points bien distincts quoique peu profonds. Ponctuation des élytres formée de points mieux

marqués et plus espacés mais irrégulièrement alignés sur douze stries. 1,15 mm. Malaisie . . . . **nitidus** n. sp. (p. 136)

20 Antennes de 10 articles, l'article 3 un peu plus large que long. Angles postérieurs du pronotum obtus. Forme générale assez convexe. 1,05 mm. Thaïlande . . . . **pusillus** n. sp. (p. 138)

— Antennes de 9 articles, l'article 3 deux fois et demie plus long que large. Angles postérieurs du pronotum droits. Forme générale peu convexe. 1,4-1,5 mm. Australie . . . . **mirabilis** (Oke) (p. 139)

REMERCIEMENTS

Au terme de cette étude, je tiens encore à remercier ici toutes les personnes qui m'ont aidé au cours de mes recherches et sans lesquelles ce travail n'aurait pas vu le jour; ce sont Mme A. Bons de Paris et Mlle D. Guiglia de Gênes, MM. P. Basilewsky de Tervuren, E. B. Britton de Canberra, J. P. Duffels d'Amsterdam, H. Dybas de Chicago, S. Endrödi de Budapest, H. Franz de Vienne, F. Hieke de Berlin, J. F. Lawrence de Cambridge U.S.A., D. H. Murphy de Singapour, R. Mussard de Genève, T. Nakane de Tokyo, A. Neboiss de Melbourne, R. D. Pope de Londres, T. Sen Gupta de Calcutta, R. W. Taylor de Canberra, E. Tortonese de Gênes et H. Weidner de Hambourg.

Mme S. Meuwly-Vanhove, dessinatrice pour laquelle j'ai pu recevoir un subside du Fonds national suisse de la recherche scientifique, a exécuté à l'encre de chine toutes les figures de ce travail.

RÉSUMÉ

Les Coléoptères Aculagnathides, bien caractérisés par leurs pièces buccales du type piqueur-suceur, font pour la première fois l'objet d'une étude morphologique détaillée. Grâce à celle-ci, il est évident que les familles *Aculagnathidae* Oke et *Dolosidae* Dajoz tombent dans la synonymie des *Colydiidae Ceryloninae*; le genre *Aculagnathus* Oke n'est lui-même qu'un sous-genre du taxon *Cautomus* Sharp. Une redescription est donnée pour les sept espèces déjà connues; quatorze espèces nouvelles sont décrites de la région orientale.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Käferfamilie der Aculagnathiden, die durch ihre stechend-saugenden Mundteile gut gekennzeichnet sind, wird zum ersten Mal einer genauen morphologischen Untersuchung unterzogen. Als ihr Resultat fallen die Familien *Aculagna-*

thidae Oke und *Dolosidae* Dajoz in die Synonymie der *Colydiidae Ceryloninae* und die Gattung *Aculagnathus* Oke wird lediglich zu einer Untergattung von *Cautomus* Sharp. Die sieben bereits bekannten Arten werden wiederbeschrieben und vierzehn neue Arten aus der orientalischen Region beschrieben.

SUMMARY

The Aculagnathid-beetles, well characterized by their mouth-parts modified for piercing and for sucking, are submitted, for the first time, to a detailed morphological study. Thanks to the latter, it is evident that the families *Aculagnathidae* Oke and *Dolosidae* Dajoz fall into synonymy with the *Colydiidae Ceryloninae*; the genus *Aculagnathus* Oke represents only a subgenus of the taxon *Cautomus* Sharp. A redescription for the seven species already known is given and fourteen new species from the oriental region are described.

In Memoriam
FRANÇOISE BESUCHET
4.VII.1934-18.VIII.1971

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ABDULLAH, M. 1969. *Conspectus of the current classification of Coleoptera with synonymies.* Beitr. Ent., Berlin 19: 683-685.

BRITTON, E. B. 1970. *Coleoptera.* The Insects of Australia. CSIRO. Melbourne: 495-621.

CROWSON, R. A. 1955. *The Natural Classification of the Families of Coleoptera.* London, 187 p.

DAJOZ, R. 1963. *Dolosus leleupi n. g., n. sp. et Dolosus basilewskyi n. sp., types d'une famille nouvelle de Cucujoidea (Coléoptères).* Rev. Zool. Bot. Afr. 67: 91-96.

GROUVELLE, A. 1897. *Clavicornes nouveaux des Indes orientales et pays voisins.* Ann. Mus. Stor. nat. Genova, ser. 2 *a*, XVIII: 342-398.

— 1908. *Coléoptères de la région indienne. Rhysodidae, Trogositidae, Nitidulidae, Colydiidae, Cucujidae.* Ann. Soc. Ent. Fr. LXXVII: 315-495.

HEINZE, E. 1944 *a. Neue und wenig bekannte Colydiidae aus dem Ungarischen National-Museum.* Ann. Hist.-nat. Mus. hung., Zool., Budapest 37: 1-24.

— 1944 *b. Beiträge zur Kenntnis der Tribus Cerylini und Metacerylini (nov.) (Coleoptera: Colydiidae).* Arb. morphol. taxon. Ent., Berlin-Dahlem 11, 1: 19-32.

HINTON, E. E. 1942. *A Revision of the Cerylonini of Borneo (Coleoptera, Colydiidae).* Ann. Mag. Nat. Hist., London, Ser. 11, IX: 141-173.

JACOBSON, G. G. 1915. *Les Coléoptères de la Russie et de l'Europe occidentale.* St-Pétersbourg 1905-1916, 1024 p. (en russe).

JOHN, H. 1954. *Familiendiagnose der Notiophygidae (= Discolomidae, Col.). Ihr Verwandtschaftsverhältnis zu den Colydiidae und Bemerkungen zu einigen systematisch noch nicht eingeordneten Gattungen.* Ent. Blätter, Krefeld 50: 9-75.

NAKANE, T., OHBAYASHI K., NOMURA S. et Y. KUROSAWA. 1963. *Iconographia Insectorum Japonicorum. Coleoptera.* Tokyo II, 443 p. (en japonais).

NEBOISS, A. 1964. *Summary of entomological work of C. G. Oke, with information on types now included in the National Museum of Victoria collection.* Mem. Nat. Mus., Melbourne (1963) 26: 125-156.

OKE, C. 1932. *Aculagnathidae. A New Family of Coleoptera.* Proc. R. Soc. Victoria 44: 22-24.

PAULIAN, R. 1949. *Ordre des Coléoptères. Partie systématique.* In P.-P. Grassé, Traité de Zoologie, Paris IX: 892-1026.

SCHENKLING, S. 1934. *Fam. Aculognathidae.* Coleopterorum Catalogus XV, pars 133: 1 p.

— 1940. *Index generalis.* Coleopterorum Catalogus XXXI, pars 170: 1-502.

SHARP, D. 1885. *On the Colydiidae collected by Mr. G. Lewis in Japan.* Journ. Linn. Soc., Zool., London XIX: 58-84.

TANNER, V. M. 1927. *A preliminary study of the genitalia of female Coleoptera.* Trans. Amer. ent. Soc. 53: 5-50.

VOGT, H. 1971. *Cerylon und Philothermus.* Ent. Blätter, Krefeld 67: 42-46.

Les Palpigrades cavernicoles d'Autriche

par

B. CONDÉ
Université de Nancy I, Zoologie approfondie

Avec 4 figures et 1 tableau

En conclusion de ma révision d'*Eukoenenia spelaea* Peyerimhoff 1902, cavernicole des Alpes françaises, j'ai souligné que cette espèce appartient sans discussion à la même lignée que *E. austriaca* Hansen 1926 et *E. vágvölgyii* Szalay 1956 (CONDÉ, 1957, p. 518). En raison même de ces affinités, il m'a paru intéressant de préciser la position systématique du spécimen découvert le 2 juin 1948, par le Dr E. STUBER, dans une ancienne mine (Weinstockstollen) de la Nordkette, au-dessus d'Innsbruck. Cette station se trouve sensiblement à mi-distance des grottes françaises abritant *E. spelaea* et de la caverne de Hongrie septentrionale (Freiheitshöhle = Egerszöger Höhle) d'où fut décrite *E. vágvölgyii*; elle est d'autre part beaucoup plus proche des localités types de *E. austriaca* (Slovénie) et surtout de celle de *E. a. stinyi* Strouhal 1936 (Carinthie). Ce sont sans doute des considérations biogéographiques qui ont conduit STROUHAL à rapporter le spécimen d'Innsbruck à *E. austriaca*, malgré les divergences qu'il avait constatées (*in litt.*, 1948) et que JANETSCHEK nous a fait connaître (1957, p. 193, note infrapaginale): 9 dents aux mors des chélicères, 3 + 3 poils épais sur le 6e urosternite.

Il était d'autre part souhaitable de pouvoir examiner, dans les mêmes conditions techniques, l'unique spécimen connu de *E. austriaca stinyi*, découvert dans l'Eggerloch près de Warmbad Villach.

Mes remerciements les plus vifs vont au Prof. Dr H. JANESTSCHEK (Innsbruck), au Prof. Dr M. BEIER (Vienne), au Dr G. PRETZMANN (Vienne) et au Dr B. HAUSER (Genève) qui m'ont permis d'effectuer ces deux révisions.

1. **Eukoenenia spelaea strouhali** n. ssp. (syn. *E. austriaca* Strouhal, in: Janetschek (1957), nec Hansen).

Holotype: Muséum d'Histoire naturelle de Genève, département des Arthropodes.

Bien que le montage dans le baume du Canada rende difficile une révision, comme l'a déjà noté Janetschek, un long et minutieux examen m'a permis de reconstituer la chétotaxie de l'opisthosoma et de déchiffrer l'essentiel des critères systématiques du prosoma.

Prosoma

Organe frontal médian environ 3 fois aussi long que large, l'extrémité distale de ses branches acuminée. Organe latéral droit comprenant 3 éléments fusiformes, acuminés, environ 6 fois aussi longs que larges; organe gauche illisible.

La chétotaxie du bouclier dorsal, difficile à lire, ne montre aucune divergence par rapport à la répartition typique (10 + 10 soies). Segment libre avec une rangée de 3 + 3 poils, les intermédiaires presque 2 fois aussi longs que les submédiaux, eux-mêmes un peu plus courts que les latéraux (95-55-65).

Cinq soies deuto-tritosternales, disposées en un V largement ouvert.

Chélicères, 9 dents à chaque mors.

Pédipalpes, pattes locomotrices I et IV. Longueurs relatives des articles (tableau I, *s*).

Aux pattes I, la soie raide du 3^{e} basitarse est un peu plus courte que le bord tergal de l'article (58/67) et est insérée au tiers distal du bord sternal (à gauche) ou un peu en deçà (à droite); son apex n'atteint pas le bord distal du 4^{e} basitarse.

Aux pattes IV, la soie raide du basitarse est environ 2 fois plus courte que le bord tergal de l'article (64/130) et est insérée un peu en deçà du tiers distal de ce bord (80/130), l'extrémité apicale du phanère dépassant nettement celle de l'article.

Opisthosoma

Le premier volet génital porte 12 + 12 soies formant 6 rangées transversales: 5 sternales comprenant respectiment 2 + 2, 3 + 3, 1 + 1, 2 + 2 et 1 + 1 soies, et une 6^{e} distale de 3 + 3 soies. A la rangée distale, les a_1 sont un peu plus courtes que les a_2, elles-mêmes un peu plus courtes que les a_3, et l'intervalle $a_2 — a_3$ est presque 2 fois aussi grand que l'intervalle $a_1 — a_2$. Le bord apical du volet n'est pas lisible.

Le 2^{e} volet génital, de forme habituelle, possède 3 + 3 soies subégales (une proximale, deux subapicales). Réceptacle séminal ovalaire, déformé en raison de la compression de l'échantillon.

Chacun des segments IV, V et VI porte, face sternale, une rangée transversale de 3 + 3 poils pubescents épais (a_1, a_2, a_3), comprise entre 2 + 2 poils pubescents plus minces (s_1, s_2). L'intervalle a_3 — s_1 est toujours plus grand que l'intervalle a_1 — a_3 (en moyenne 45/31), lui-même inférieur à l'écartement des a_1 (en moyenne

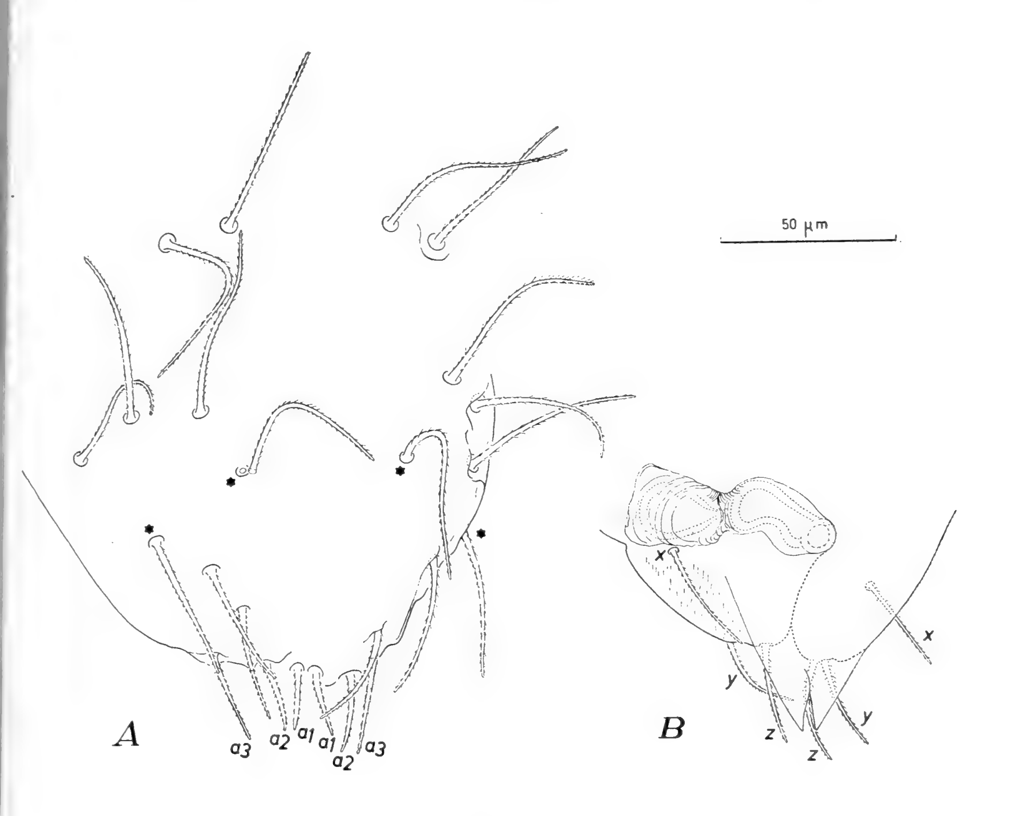


FIG. 1.

Eukoenenia spelaea strouhali n. ssp., holotype ♀ de la Weinstockstollen. — *A*. 1er volet génital; les astérisques marquent les deux paires de soies propres à la sous-espèce. — *B*. 2e volet génital (réceptacle séminal par transparance).

31/51). Segment VII avec une rangée de 3 + 3 poils écartés les uns des autres. Les segments VIII à XI ont respectivement 15 (1 médian tergal *t* + 7 + 1 médian sternal *s* + 6), 12 (1 *t* + 5 + 1 *s* + 5), 12 (même disposition) et 10 poils (1 *t* + 4 + 1 s + 4).

Chétotaxie des tergites II à V illisible, en raison de l'opacité des particules contenues dans le tractus digestif et qui se sont répandues dans l'abdomen; pas de poil médian aux tergites VI et VII.

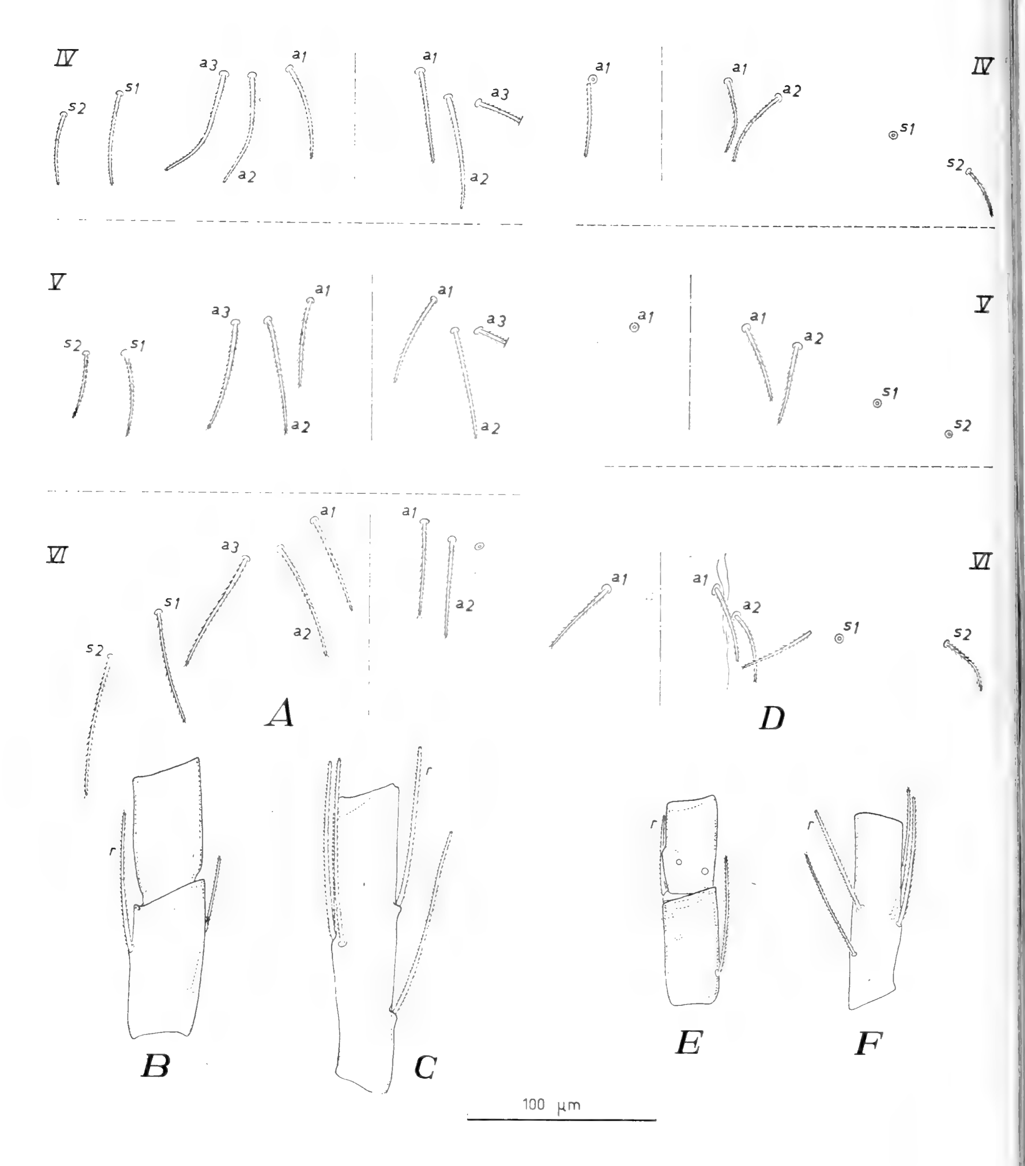


FIG. 2.

Eukoenenia spelaea strouhali n. ssp., holotype ♀ de la Weinstockstollen. — *A*. Chétotaxie sternale des segments opisthosomiens IV à VI. — *B*. 3e et 4e basitarses de la patte locomotrice I. *C*. Basitarse de la patte locomotrice IV.
Eukoenenia austriaca stinyi Strouhal, holotype ♀ de l'Eggerloch. — *D*. Chétotaxie sternale des segments opisthosomiens IV à VI. — *E*. 3e et 4e basitarses de la patte locomotrice I. — *F*. Basitarse de la patte locomotrice IV.
a, *s* = soies sternales; *r* = soie raide.

2. **Eukoenenia austriaca stinyi** Strouhal 1936.

Holotype: Naturhistorisches Museum, Vienne.

Le montage de ce spécimen dans le baume du Canada appelle les remarques déjà formulées à propos de l'exemplaire d'Innsbruck.

Prosoma

La description originale nous renseigne suffisamment sur l'organe frontal médian (3 fois aussi long que large), les organes latéraux (3 éléments fusiformes de chaque côté), la chétotaxie du bouclier dorsal (10 + 10 soies réparties selon le plan typique) et les chélicères (8 dents). Il n'y a que 4 soies sur le sternite II-III, mais il est clair que l'une d'elles est médiane et que la soie la plus latérale du groupe manque à gauche (1 + 1 m + 2); je me suis assuré qu'il n'existe pas d'embase correspondante et que l'absence du phanère est bien réelle; cette asymétrie est individuelle et ne peut constituer un critère taxonomique.

Pédipalpes, pattes locomotrices I et IV. Longueurs relatives des articles (tableau I, *a. s*).

Aux pattes I, la soie raide du 3e basitarse est à peu près égale au bord tergal de l'article (52/50) et est insérée un peu au-delà du tiers distal du bord sternal; son apex atteint presque le bord distal du 4e basitarse.

Aux pattes IV, la soie raide du basitarse est presque 2 fois plus courte que le bord tergal de l'article (45/83) et est insérée un peu au-delà du milieu de ce bord (43/83), l'extrémité apicale du phanère dépassant nettement celle de l'article.

Tableau I.

s = *Eukoenenia spelaea strouhali*; *s.s* = *Eukoenenia spelaea* du Mönschsberg; *a* = *Eukoenenia austriaca austriaca*; *a.s* = *Eukoenenia austriaca stinyi.*

		ti	bta I	bta II	bta III	bta IV	ta I	ta II	ta III
Pédipalpes	*s*	125	56	54			25	34	55
	s.s	124	50	55			24	38	59
	a	104	40	46			20	32	48
	a.s	84	38	37			17	27	37
Pattes loco. I	*s*	144	104		53	44	23	34	107
	s.s	133	103		52	45	23	34	115
	a	115	88		49	39	21	28	95
	a.s	96	72		39	33	16	25	84
Pattes loco. IV	*s*	143	103				47	53	
	s.s	158	103				51	52	
	a	126	94				47	57	
	a.s	85	67				37	40	

Opisthosoma

Le premier volet génital porte 10 + 10 soies formant 5 rangées transversales: 4 sternales comprenant respectivement 2 + 2, 3 + 3, 1 + 1 et 1 + 1 soies, et une 5e distale de 3 + 3 soies. A la rangée distale, les a_1 sont plus courtes que les a_2

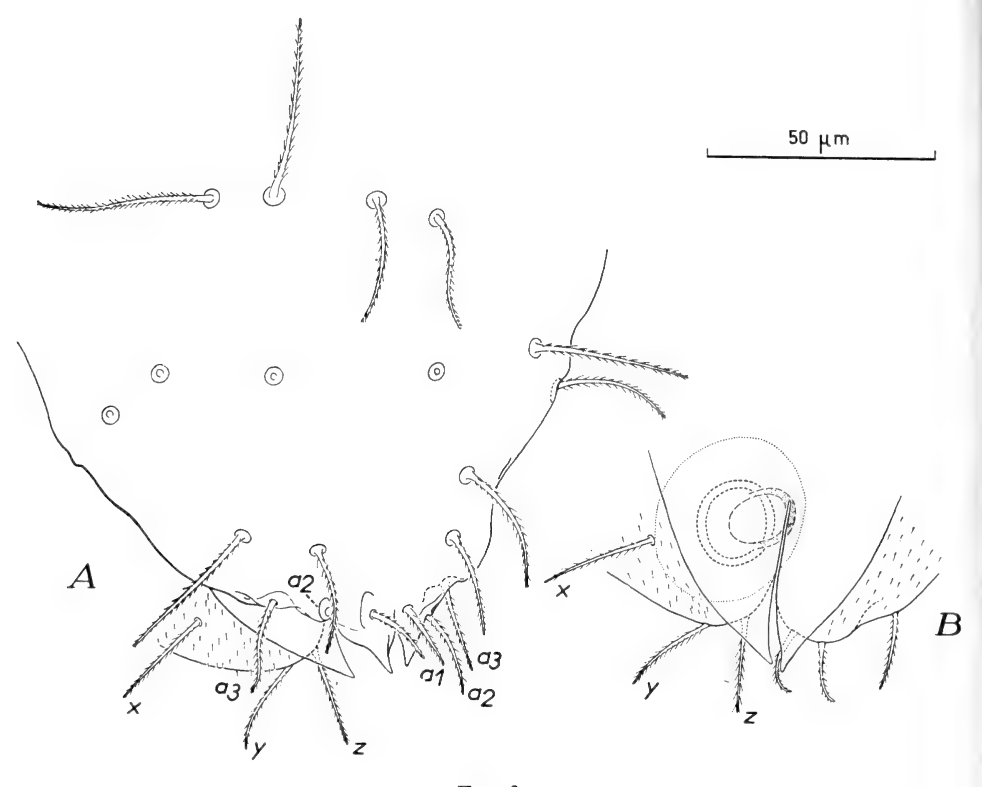


Fig. 3.

Eukoenenia austriaca stinyi Strouhal, holotype ♀ de l'Eggerloch. — *A*. 1er volet génital. — *B*. 2e volet génital (réceptacle séminal par transparence).

(25/33), elles-mêmes légèrement plus courtes que les a_3 (environ 35). L'intervalle a_2 — a_3 est 1 fois 1/3 aussi long que l'intervalle a_1 — a_2. Le bord apical du volet présente une paire de petits lobes subtriangulaires.

Le 2e volet génital, de forme typique, possède 3 + 3 soies subégales; dans la description originale, la proximale (x) a été attribuée par erreur au premier volet, ce qui portait à 4 + 4 le nombre des phanères à la rangée distale de celui-ci. Réceptacle séminal subcirculaire. La face sternale des segments IV, V et VI a été correctement décrite; il faut cependant préciser que chaque rangée comprend

2 + 2 poils épais (a_1, a_2), compris entre 2 + 2 poils plus minces (s_1, s_2). L'intervalle $a_2 - s_1$ est environ 2 fois plus grand que l'intervalle $a_1 - a_2$ (52/23, 42/23). Les segments VIII à XI ont respectivement 16 (1 *t* + 7 + 1 *s* + 7), 12 (1 *t* + 5 + 1 *s* + 5), 12 (même disposition) et 10 poils (1 *t* + 4 + 1 *s* + 4).

Discussion

Les deux spécimens décrits ci-dessus sont incontestablement voisins l'un de l'autre. La chétotaxie du premier volet génital (12 + 12 et 10 + 10) ne peut être retenue dans le cas d'un ♂ et les divergences concernant les longueurs relatives des articles des appendices, de même que la longueur et la position des soies raides, sont difficiles à apprécier dans le cas d'individus isolés, ce qui arrive très souvent pour les Palpigrades cavernicoles dans l'état actuel des recherches. Par contre, la chétotaxie des sternites opisthosomiens IV à VI est un critère d'observation facile qui ne laisse aucune place à l'interprétation et qui est largement utilisé dans la systématique des *Eukoenenia.*

L'exemplaire d'Innsbruck qui porte 3 paires de poils pubescents épais (a_1, a_2, a_3) sur chacun des sternites se place naturellement aux côtés de *E. spelaea* et de *E. vágvölgyii.* Le spécimen de Villach, qui ne possède que 2 paires de poils (a_1, a_2), est au contraire plus voisin de *E. austriaca.* A propos de cette chétotaxie, il est possible que les a_2 d'*austriaca* soient en fait les homologues des a_3 des autres formes, le phanère intermédiaire (véritable a_2) faisant défaut.

Sur cette base, le complexe *spelaea-austriaca-vágvölgyii* (dans l'ordre chronologique des descriptions) peut donc se scinder en deux groupes de composants: *spelaea-vágvölgyii* et *austriaca.* Il paraît prématuré en effet de réunir ces 3 formes en une seule espèce qui se nommerait alors *spelaea* et ne rendrait pas compte des affinités que nous allons discuter.

a) Groupe **spelaea-vagvölgyii** (a_1, a_2, a_3 en IV, V et VI).

— Huit dents aux chélicères. *Spelaea spelaea* Peyerimhoff 1902. Alpes de Provence. ♂, ♀. 4 à 6 éléments par organe latéral; premier volet génital ♂ (moins les tubercules apicaux) avec 6 + 6 soies; premier volet génital ♀ avec 10 + 10 soies; 10 poils au XI^e segment opisthosomien (1 *t* + 4 + 1 *s* + 4).

Spelaea gineti Condé 1957. Vercors occidental, Presles. ♂. 5 éléments à chaque organe latéral; premier volet génital avec 7 + 7 soies; 9 poils au XI^e segment opisthosomien (1 *t* manque).

Spelaea ? ssp. Condé 1957. Vercors occidental, Royans. ♀. 4 ou 5 éléments à chaque organe latéral; premier volet génital avec 10 + 10 soies; 10 poils au XI^e segment opisthosomien. Pourrait appartenir à la f. typ.

— Neuf dents aux chélicères. *Spelaea strouhali* n. ssp. Nordkette. ♀. 3 éléments à chaque organe latéral; premier volet génital avec 12 + 12 soies; 10 poils au XI^e segment opisthosomien.

Justification

La décision la plus raisonnable est en effet de considérer le spécimen d'Innsbruck comme représentant une sous-espèce orientale de *E. spelaea*, que je propose de nommer en hommage au regretté Prof. D^r H. Strouhal qui en a fait connaître le premier certains caractères (chélicères, sternite VI).

Spelaea vágvölgyii Szalay 1956, stat. nov. Hongrie septentrionale, karst d'Aggtelek, ♂, ♀. 3 à 5 éléments à chaque organe latéral; premier volet génital ♂ (moins les tubercules apicaux) avec 7 + 7 soies; premier volet génital ♀ avec 10 + 10 soies; poils du XI^e segment opisthosomien non comptés.

Justification : cette forme nous est désormais bien connue, grâce au récent travail de Dózsa-Farkas et Loksa (1971) qui ont examiné des topotypes (Freiheitshöhle) [1], ainsi que des spécimens des grottes Baradla et Meteor. Cette révision conduit les auteurs à la considérer comme une sous-espèce d'*Eukoenenia austriaca*. Si je partage leur opinion quant à la valeur sous-spécifique de *vágvölgyii*, j'estime par contre que cette forme est moins proche d'*austriaca* que de *spelaea* et de plus, dans l'hypothèse d'une espèce unique, *spelaea* (1902) aurait priorité sur *austriaca* (1926).

b) Groupe **austriaca** (a_1, a_2 en IV, V et VI).

Austriaca austriaca Hansen 1926. Slovénie (Karst dinarique). ♂, ♀ [2].

Huit dents aux chélicères; 3 éléments à chaque organe latéral; premier volet génital ♂ (moins les tubercules apicaux) avec 7 + 7 soies; premier volet géntal ♀ avec 10 + 10 soies; 9 poils au XI^e segment opisthosomien (*t* manque).

Austriaca stinyi Strouhal 1936. Alpes de Carinthie (Eggerloch). ♀.

Mêmes caractères que la f. typ., sauf 10 poils au XI^e segment opisthosomien. Plusieurs des critères différentiels mentionnés dans la diagnose originale ne sont qu'apparents (opercules génitaux par exemple) ou difficiles à apprécier sur un unique exemplaire (longueurs relatives et formes des articles des appendices). Sans préjuger de la valeur de cette sous-espèce, il est souhaitable qu'une étude statistique puisse être basée sur une petite série de spécimens. Les mensurations

---

[1] Les types (♂ et ♀) ont été détruits dans l'incendie du Magyar Nemzeti Muzeum, en automne 1956.

[2] La localité type est la Divaška Jama (n° 741 du cadastre slovène) qui fut nommée par les Autrichiens Kronprinz-Rudolf-Grotte et par les Italiens Grotte Umberto sotto Corona (n° 111 du cadastre italien). Cette cavité n'est pas située en Istrie, comme il a été écrit à plusieurs reprises, mais dans le Karst classique, près de la localité de Divača, à une distance de 23 km à vol d'oiseau au SO de Postojna (D^r E. Pretner, *in litt.*, 14.XII.62).

de l'unique ♀, comparées à celles d'un exemplaire d'*austriaca austriaca* (♀ de Postojna), sont notablement plus faibles (Tableau I).[1].

Austriaca ? ssp. Condé 1954. Roumanie, Carpathes méridionales. ♀

Mêmes caractères essentiels que la f. typ. Une seule paire de poils pubescents minces (*s*) aux sternites IV à VI. Organe frontal médian à pointes mousses (? anomalie individuelle). Certaines divergences déduites des diagnoses originales d'*austriaca* f. typ. et de la ssp. *stinyi* sont seulement apparentes (volets génitaux en particulier).

Comme dans le cas de *stinyi*, l'étude d'une série est nécessaire.

L'avenir dira sans doute quelle valeur il convient d'accorder au critère chétotaxique des sternites. Dès maintenant, et par comparaison avec le développement de *E. hanseni* (Condé, 1951), il apparaît que les formes présentant 2 + 2 phanères à l'âge adulte correspondent à l'immature d'une espèce qui acquiert par la suite une 3e ou même une 4e paire de phanères. La persistance d'une chétotaxie juvénile caractérise ainsi *E. austriaca*, en l'écartant de *E. spelaea*.

Addenda

1. **Eukoenenia** sp. (juvénile).

Muséum d'Histoire naturelle de Genève, département des Arthropodes.

Cet unique spécimen immature fut découvert par V. Mahnert, le 21 juin 1969, au cours d'une excursion zoologique dans le Kaisergebirge près de Kufstein, Tyrol septentrional, vers 1100 m d'altitude (Mahnert et Janetschek, 1970). C'est la seule observation d'un Palpigrade endogé dans cette région des Alpes et la détermination spécifique de ce spécimen est donc importante.

Bien qu'il s'agisse d'une jeune larve, encore dépourvue de volets génitaux, il est possible d'éliminer les deux espèces typiquement endogées de la région périméditerranéenne (*E. mirabilis* Grassi, *E. berlesei* Silvestri) qui, à ce stade, possèdent déjà 2 paires de poils glandulaires épais sur le VIe sternite de l'opisthosoma.

Par contre, la chétotaxie des sternites IV à VI est conforme à celle des larves de *E. hanseni* Silvestri, chacun portant 2 paires de poils (a_1, a_2). Cette chétotaxie juvénile persiste chez les adultes de *E. austriaca*, comme nous l'avons indiqué plus haut, mais se modifie, par l'addition d'une paire d'a_3, chez ceux de *spelaea*.

[1] L'espèce a été récoltée en nombre par C. et L. Juberthie, et E. Pretner dans la partie de la grotte de Postojna aménagée en laboratoire; les spécimens flottaient à la surface de l'eau des bacs et des bassins d'élevage qui constituent ainsi de véritables pièges (Juberthie, 1963). Les mêmes chercheurs ont retrouvé l'espèce dans la Divaška Jama; ils ont aussi recueilli des Palpigrades dans la Martinova Jama et dans la Škocijanska Jama (1 spécimen perdu). On pourra donc envisager une étude statistique de la f. typ.

Il n'est donc pas possible de décider à laquelle des deux espèces reconnues en Autriche il convient d'attribuer ce spécimen isolé; en raison de la localité, *spelaea* est cependant l'espèce la plus vraisemblable. Les chélicères n'ont que 7 dents à chaque mors, il y a un élément à chaque organe latéral et le deutotritosternum porte une seule soie antéro-médiane, comme chez la larve de *E. hanseni*.

2. **Eukoenenia spelaea ?** ssp., ♀ adulte.

Coll. Musei Vindobonensis, Arachn., inv. nº 1296
(Naturhistorisches Museum, Vienne).

Cet exemplaire, récolté le 22 décembre 1970 dans la Mönchsbergtropfsteinhöhle, sur le Mönschsberg, à Salzbourg, par le Dr K. Mais, m'a été soumis par le Dr B. Hauser (Genève) qui l'a obtenu en prêt de M. J. Gruber (Vienne).

Il est très proche des spécimens des Alpes françaises et s'écarte au contraire de *E. spelaea strouhali* par le nombre de dents des chélicères (8) et par la chétotaxie

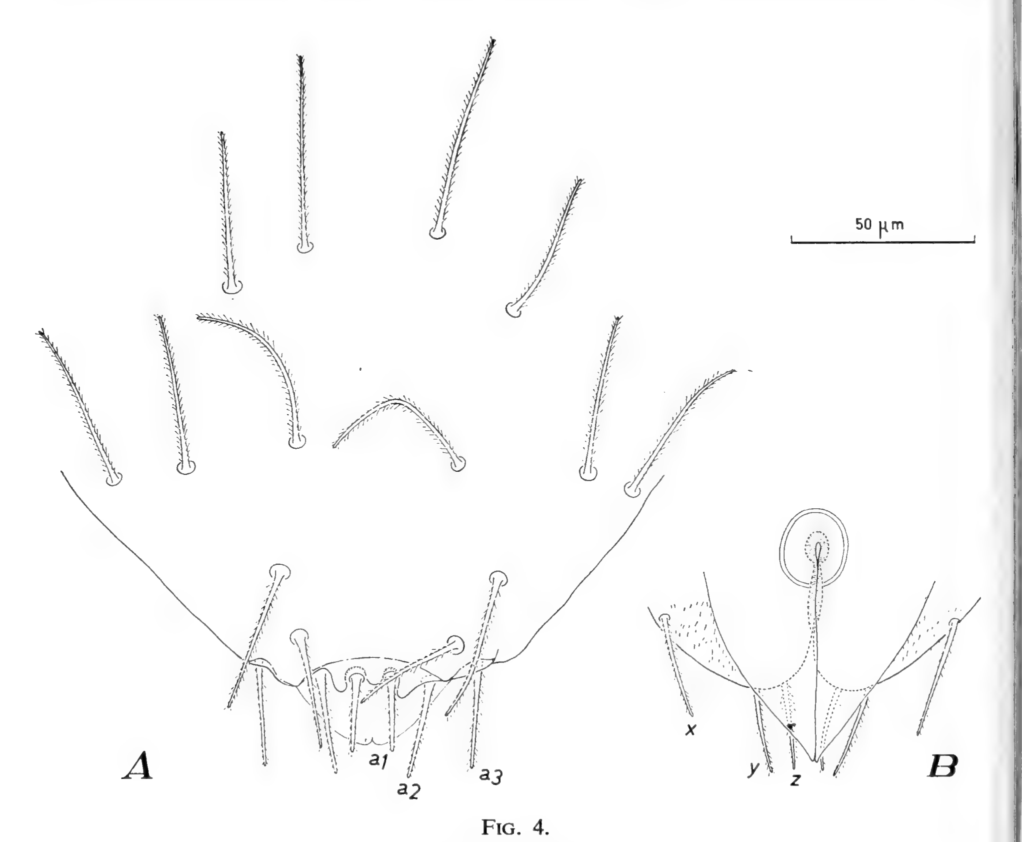


Fig. 4.
Eukoenenia spelaea ? ssp., ♀ de la Mönschbergtropfsteinhöhle. — *A*. 1er volet génital. — *B*. 2e volet génital (réceptacle séminal par transparence).

du premier volet génital (10 + 10). Je mentionne seulement les principales caractéristiques de ce spécimen.

Prosoma

Organes latéraux avec 3 éléments chacun, comme chez *E. spelaea strouhali.* 5 soies en V sur le deuto-tritosternum, 8 dents à chaque mors. Les longueurs des articles des appendices, consignées dans le tableau I (*s.s*), sont très voisines de celles de *E. spelaea strouhali.*

Opisthosoma

Les 10 + 10 soies du premier volet génital ont la disposition typique; leurs longueurs relatives sont conformes aux descriptions précédentes. 2^e^ volet avec 3 + 3 soies.

La chétotaxie sternale des segments IV et V présente de légères asymétries: en IV, s_1 gauche est anormalement rapproché de a_3; en V, le même s_1 manque. Ailleurs, les 3 paires de poils *a* sont comprises entre les paires s_1 et s_2. 10 poils au XI^e^ segment.

La découverte de ce nouveau Palpigrade dans les Alpes autrichiennes y démontre l'existence d'une 3^e^ forme, très voisine du type de *spelaea* des Alpes de Provence, les organes latéraux du prosoma, moins développés (3 éléments au lieu de 4-6), constituant une légère différence.

La valeur de tous les critères invoqués ici ne pourra être établie que par l'étude de séries comportant des représentants des deux sexes. La chétotaxie des sternites IV à VI permet, chez les adultes, la coupure la plus facile entre les 2 types principaux admis dans cette note. L'attribution spécifique des larves est impossible.

BIBLIOGRAPHIE

CONDÉ, B. 1951. *Campodéidés et Palpigrades de Basse-Egypte.* Bull. Mus. nat. Hist. nat., 2e s., 23: 211-216.

— 1957. *Microtéliphonides cavernicoles des Alpes de Provence et du Vercors.* Ibid., 28: 512-518.

DÓZSA-FARKAS, K. und I. LOKSA. 1971. *Die systematische Stellung der Palpigraden-Art Eukoenenia austriaca vagvoelgyii (Szalay, 1956) und die bisher bekanntgewordenen Fundorte aus Ungarn.* Opusc. zool. Bpest. 10 (2): 42-44.

HANSEN, H. J. 1926. *Biospeologica LIII. Palpigradi* (deuxième série). Arch. Zool. exp. gén. 65: 167-180.

JANETSCHEK, H. 1957. *Das seltsamste Tier Tirols. Palpenlaüfer (Arachn., Palpigradida) : Stellung, Verbreitung, Arten, Bibliographie.* Festschr. 50 jähr. Best.

Kufst. Mittelschule 1907-1957. Kufsteiner Buch 3: 192-214. Wagner, Innsbruck.

JUBERTHIE, C. et L. JUBERTHIE. 1963. *Sur la neurosécrétion d'un Palpigrade souterrain.* Spelunca Mém. 3: 185-189.

MAHNERT, V. und H. JANETSCHEK. 1970. *Bodenlebende Palpenlaüfer in den Alpen (Arachn., Palpigradida).* Oecologia Berl. 4: 106-110.

MAIS, K. 1971. *Ein neuer Palpigradenfund in Österreich.* Die Höhle. 22: 62-71.

STROUHAL, H. 1936. *Eine Kärntner Höhlen-Koenenia (Arachnoidea-Palpigradi).* Zool. Anz. 115: 161-168.

SZALAY, L. 1956. *Der erste Fund von Palpigraden in Ungarn.* Ann. hist. nat. Mus. nat. hung., s. n. 7: 439-442.

VORNATSCHER, J. 1970. *Koenenien-Funde und Temperaturen in Alpenhöhlen.* Die Höhle. 21: 167-169.

Tome 79, fasc. 1, n° 4: 159-165 — Mars 1972

Nouvelle description de *Paraiulus olmecus* Humbert et Saussure, 1869, espèce-type du genre *Paraiulus* (Diplopoda), conservée au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

par

J. P. MAURIÈS
(Laboratoire de Zoologie-Arthropodes du Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, Paris V[e])

Avec 12 figures

J'ai publié récemment (MAURIÈS, 1970) les premiers éléments d'une nouvelle classification des Diplopodes Iulides, axée principalement sur les Blaniulidea. L'étude de ce dernier groupe laisse apparaître de nombreuses lacunes, surtout en ce qui concerne les Paraiuloidea nord-américains dont de nombreux genres et de nombreuses espèces, décrits trop anciennement ou avec trop de légèreté et d'imprécision, semblent pourtant avoir un grand intérêt.

Dans ma clé des Blaniulidea (MAURIÈS, 1970, pages 715-716), j'ai considéré la présence d'une rainure séminale aux P.9 ♂ des Paraiuloidea comme caractère fondamental. L'affirmation de cette présence était basée sur les travaux de divers auteurs dont le sérieux ne peut être mis en doute; j'indiquais cependant qu'il était « malheureusement impossible de se prononcer sur un certain nombre de genres ». C'est le cas des nombreux genres décrits par CHAMBERLIN, qui ne nous intéressent pas ici. Le cas de *Paraiulus* Humbert et Saussure, 1869, genre important puisqu'il a servi de type à des taxa supra-génériques (famille, sous-ordre),

est un peu analogue. En effet, bien que la description de l'espèce-type du genre par HUMBERT et SAUSSURE, 1872 [1], soit excellente et très en avance pour l'époque, il était nécessaire de revoir les échantillons-types, notamment sous le rapport des caractères tirés des pattes copulatrices.

C'est cette lacune que je comble ici aujourd'hui, grâce à l'obligeance de M. Bernd Hauser, conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Genève, qui a bien voulu me faire parvenir les précieux échantillons plus que centenaires (et pourtant admirablement conservés) de *Paraiulus olmecus*, ce dont je le remercie bien vivement [2].

La description ci-après montre que la rainure séminale n'existe pas chez *Paraiulus olmecus*; ce caractère attire deux sortes de remarques:

1. l'absence de rainure séminale chez un ou plusieurs genres ne saurait, à mon avis, diminuer l'intérêt systématique et phylogénique que constitue la présence de la rainure séminale chez les Paraiuloidea, caractère qui les distingue de tous les autres Blaniulidea.

2. l'absence de rainure séminale permettra de mieux définir et circonscrire le genre *Paraiulus* mais aussi et surtout, la présence ou l'absence de cette rainure entrainera sans aucun doute la création de divisions systématiques à l'intérieur des Paraiuloidea. Faute de données suffisantes, il ne m'appartient pas d'effectuer ici ces divisions, mes collègues américains étant beaucoup mieux placés pour celà.

Paraiulus olmecus Humbert et Saussure, 1869

Lectotype ♂

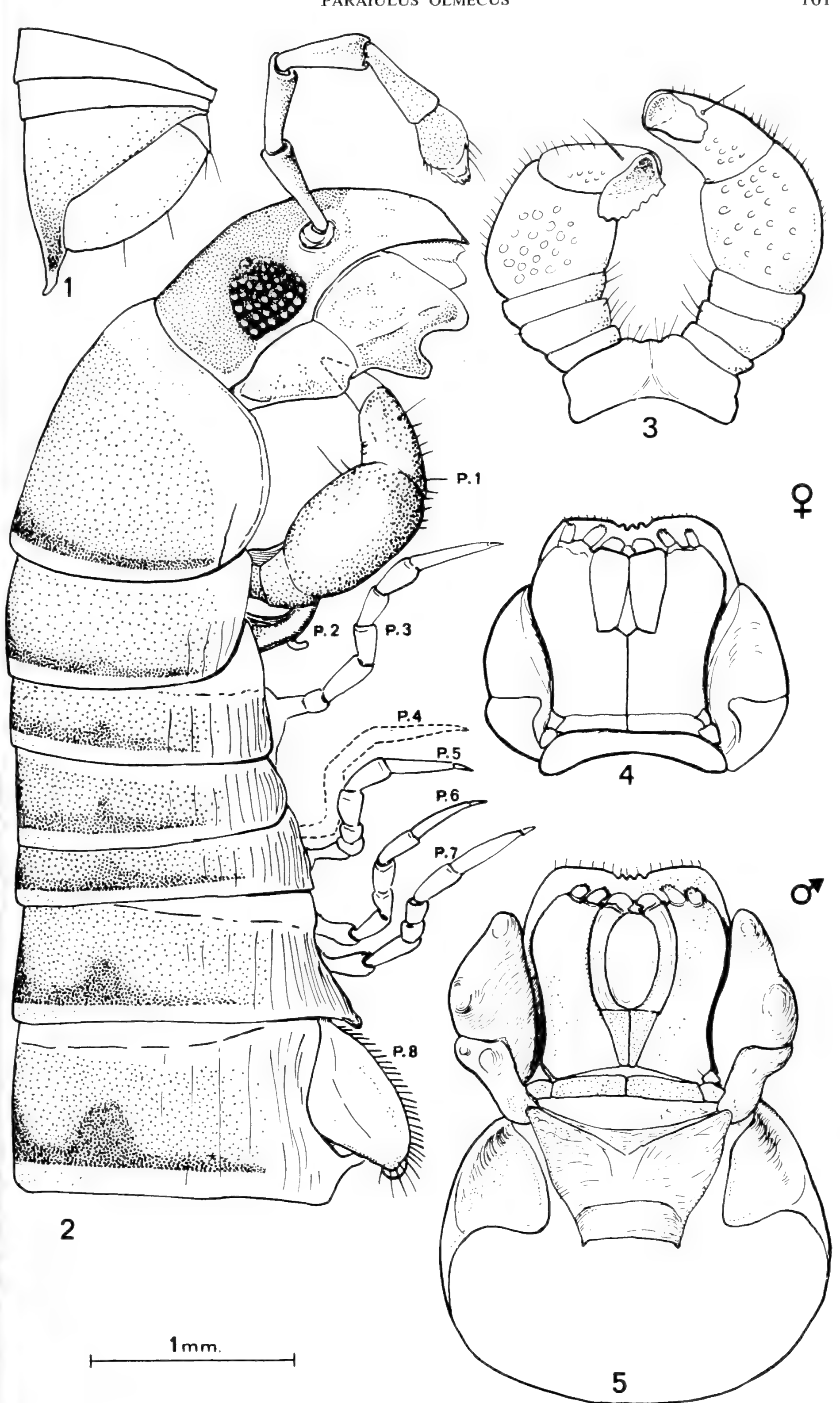
Loc.: Mexique, Cordillère orientale, Moyoapan; terres tempérées. 8 ♀, 6 ♂ (HUMBERT et SAUSSURE, 1872). La diagnose originale (HUMBERT et SAUSSURE, 1869) indique « Mexico, Cordiliera orientalis ». LOOMIS, 1968, donne: « Moyoapan, Mexico ».

[1] La diagnose originale, de 1869 est très succinte; mais une belle description, très détaillée, est donnée en 1872, dans la « Zoologie du Mexique ».

[2] Le matériel que nous a confié M. B. Hauser comprend: 3 ♂ (dont l'un choisi comme lectotype), 1 ♂ immature, 5 ♀ et des fragments (17 pièces) de ♀.

FIG. 1-5.

Paraiulus olmecus Humbert et Saussure, 1869 (fig. 1, 2, 3 et 5: ♂ lectotype — fig. 4: ♀ paratype) 1, pygidium, vue latérale. — 2, tête et premiers anneaux, vue latérale. — 3, P. 1 du ♂, vue orale. — 4, vue ventrale de la tête d'une ♀. — 5, vue ventrale de la tête et du collum du ♂ lectotype.


1
2
3
4
5
P.1
P.2
P.3
P.4
P.5
P.6
P.7
P.8
♀
♂
1mm.

Caractères morphologiques externes

Quarante-huit anneaux (2 apodes)[1] ; 26 mm. de long, 1,6 mm. de diamètre.

Silhouette cylindrique régulière, avec de légers renflements au niveau du collum et des anneaux 6-7.

Coloration: antennes, capsule céphalique, collum et moitié dorsale des métazonites bruns (ces derniers plus foncés sur la ligne médiodorsale et les côtés, de telle sorte qu'il semble y avoir 3 lignes longitudinales dorsales foncées), le reste du corps et les pattes claires (blanc-jaunâtre).

Tête peu bombée (fig. 2), labre tridenté (fig. 4 et 5).

Antennes assez courtes (environ 2 mm.); 2e, 3e, et 4e articles subclaviformes, ayant sensiblement 0,5 mm. de long; 5e article claviforme, ayant 0,4 mm.; 6e, 7e et 8e articles formant une masse ovoïde de 0,3 sur 0,15 mm.

Mandibules: stipes à deux lobes ventraux proéminents séparés par une profonde échancrure (fig. 2).

Gnathochilarium (fig. 5) assez remarquable par le fait qu'il existe chez le ♂ un mentum triangulaire pair dont chaque moitié est séparée de la base du stipe correspondant (structure inconnue chez les autres Paraiulides).

Collum (fig. 2) sans particularité notable; 1 ou 2 stries latérales situées très ventralement.

Anneaux moyens:

Lobes pleuraux des T.6 en angle droit un peu saillant ventralement. 7e anneau un peu renflé, largement ouvert ventralement, les pleurites arrondis ne se rejoignant pas en arrière du gonopode.

Prozonites lisses.

Métazonites légèrement chagrinés avec seulement quelques stries pleuro-ventrales. Sur les premiers anneaux du corps, on observe des stries jusqu'au milieu des flancs. Ligne de suture nette, bien que faiblement marquée: pore répugnatoire très petit, situé en arrière de la ligne de suture. Pilosité nulle.

Pygidium (fig. 1) à telson aigu se terminant en batonnet translucide; en vue dorsale, le telson forme un angle aigu de 40°.

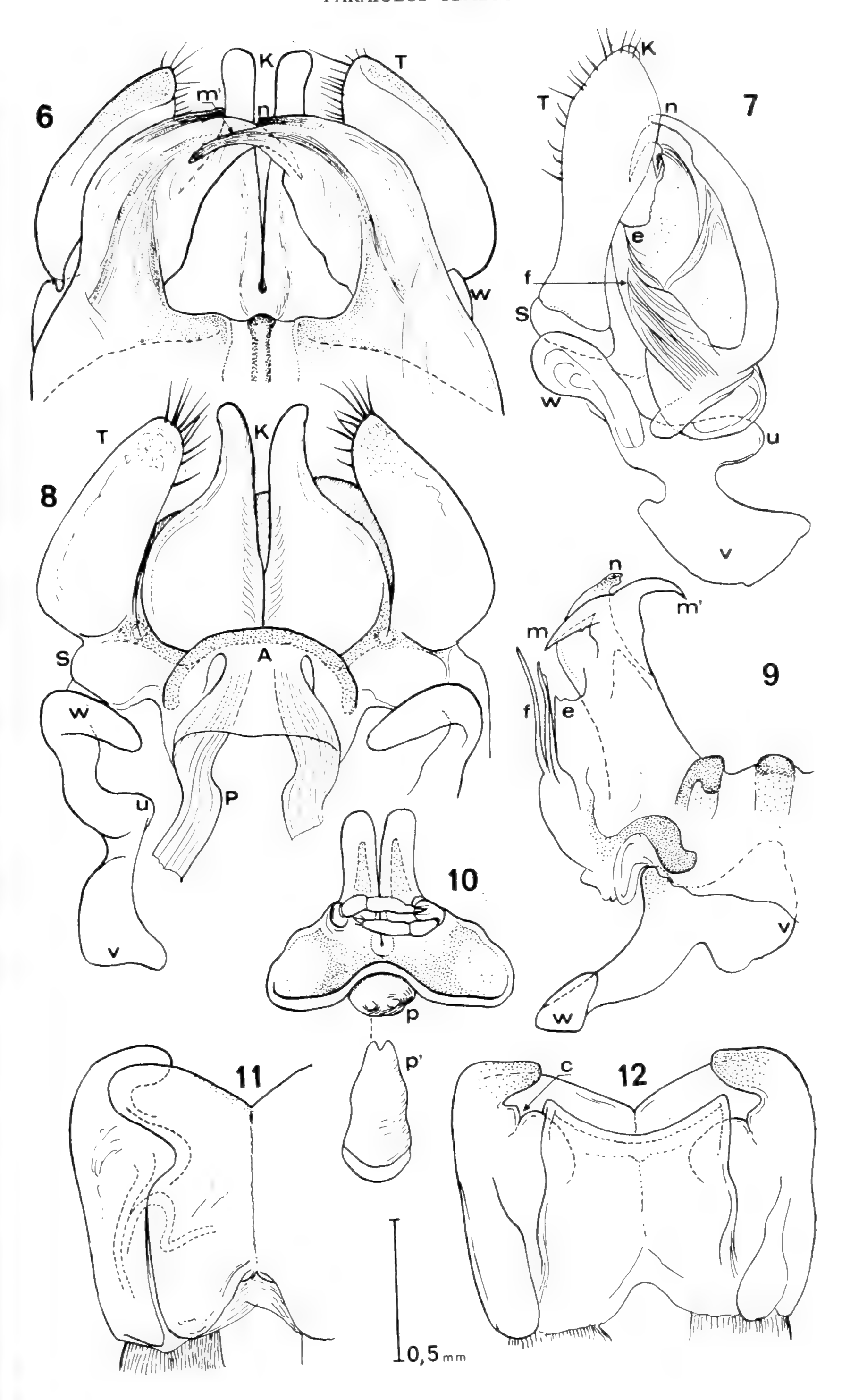
Pattes courtes (longueur 1,2 mm.) fines et translucides; uncus simple et grêle.

---

[1] Les autres individus examinés ont, ♂: 46/2 et 48/2 — ♂ imm.: 45/2 — ♀: 44/2, 46/2, 48/2; deux autres ♀ sont incomplètes.

Fig. 6-12.

Paraiulus olmecus Humbert et Saussure, 1869 (fig. 6 à 10: ♂ lectotype — fig. 11 et 12: ♀ paratype) 6, bloc gonopodial, vue caudale. — 7, le même, vue latérale. — 8, le même, vue orale. — 9, P.9 isolé, vue caudale (la poche trachéenne est tordue). — 10, P.2 ♂; p: pénis vue distale; p': pénis vue caudale. — 11, vulve, vue orale. — 12, la même, vue caudale.


6
7
8
9
10
11
12
K
T
m'
n
w
e
f
S
u
v
A
P
m
p
p'
c
0,5 mm

Caractères sexuels ♂

Certaines structures observées sur le gnathochilarium et les mandibules, sont des caractères sexuels secondaires ♂; elles ont été décrites plus haut.

P.1 (fig. 2 et 3): coxosternite petit, subrectangulaire; articles basaux courts, 4e article volumineux, couvert de granulations disposées régulièrement. Uncus aplati et élargi, à bord ventral plus ou moins crênelé.

P.2: la figure 10 montre le coxosternite en vue distale, avec ses deux lobes parasagittaux dirigés vers l'avant, ses membres réduits, et l'échancrure postérieure dans laquelle se loge le pénis; ce dernier est assez fort et bilobé à l'extrémité.

P.8 (peltogonopodes, fig. 6, 7 et 8) de constitution assez simple; partie sternale (repérable grâce aux poches trachéennes *P*) constituée par un arc antérieur basal *A* qui porte deux pièces parasagittales *K* (feuillets à silhouette pyriforme) correspondant aux glandes coxales; cet arc est flanqué latéralement de restes coxaux *S* qui portent les télopodites *T*; ces derniers sont des lames ovales à concavité postérieure.

P.9 (gonopodes, fig. 6, 7 et 9):

Poches trachéennes *v* situées très latéralement (contrairement à celles des P.8) et soudées à des annexes résiduelles de sternite (une antérieure *w* et une postérieure *u*). Le reste des gonopodes, constitué par un ensemble pair dans lequel on ne peut distinguer aisément ce qui revient au télopodite ou aux coxites, montre une base large qui porte de chaque côté un « membre » courbé vers le plan sagittal. Chacun de ces membres est constitué d'un pilier principal postérieur courtement bifide (une branche postérieure *n* simple; une branche antérieure qui émet deux pointes acérées, une externe *m*, une interne *m*'). De la partie basale et de la face antérieure de ce pilier principal se détache une lamelle *e* dont la partie la plus antérieure se différencie en un faisceau de lanières *f*.

Paratype ♀

La figure 4 montre une structure de gnathochilarium conforme au schéma classique des Iulides.

Les figures 11 et 12 illustrent la simplicité de structure des vulves, soudées dans le plan sagittal par les plaques antérieures (dont l'angle latéro-distal forme un lobe arrondi saillant latéralement) et les plaques postérieures (très simples). Les parties latérales, hautes et étroites, poussent distalement une expansion en crochet tourné vers l'intérieur qui, masque partiellement le cimier *c*.

BIBLIOGRAPHIE

HUMBERT, A. & H. de SAUSSURE. 1869. *Myriapoda nova Americana.* Rev. Mag. Zool. 2e sér. 21: 149-159.

— 1872. *Etudes sur les Myriapodes.* In: *Zoologie du Mexique*, VI, 2: 1-211, pl. 1-6.

LOOMIS, H. F. 1968. *A checklist of the Millipeds of Mexico and Central America.* Bull. U. S. nat. Mus., 266: 1-137.

MAURIÈS, J. P. 1970. *Un nouveau Blaniulide cavernicole du Pays Basque français. Eléments d'une nouvelle classification des Diplopodes Iulides.* Ann. Spéléol. 25 (3): 711-719.

VERHOEFF, K. W. 1926. *9. Chilognathen-Beiträge. (103. Diplopoden-Aufsatz).* Zool. Anz. 68 (1/2): 57-71.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 167
Tome 79, fasc. 1, n° 5: 167-226 — Mars 1972

Organogenese des Schalendrüsenkomplexes bei einigen coleoiden Cephalopoden des Mittelmeeres

von

Paul Emanuel SPIESS
Zoologisches Institut der Universität Basel

Mit 15 Figuren und 10 Abbildungen

INHALTSÜBERSICHT

1. EINLEITUNG

Verschiedene Autoren, darunter Korschelt und Heider (1890, 1936) und Sacarrão (1952 *a*), haben schon auf die Schalenregression bei coleoiden Tintenfischen hingewiesen. Portmann (1960) stellt dieses Phänomen in Zusammenhang mit der Cerebralisationshöhe: Im allgemeinen wird bei den Cephalopoden mit höher evoluiertem Nervensystem der Umfang der Schale im Vergleich zum Weichkörper geringer. Dass es von diesem Schema Abweichungen gibt, darf weiter nicht verwundern. So besitzt einerseits *Sepia* trotz ihrem im übrigen relativ urtümlichen Bau ein hochevoluiertes Nervensystem; anderseits hat die auf pelagische Lebensweise spezialisierte Octopodenform *Argonauta argo* vollständig auf eine Schale verzichtet, obwohl ihr Nervensystem noch auf sehr primitiver Stufe steht.

Da bisher eine umfassende Darstellung der Embryonalentwicklung des Schalendrüsenkomplexes gefehlt hat, und daher auch noch kein Vergleich seiner Organogenese bei verschiedenen Tintenfischen existiert, ist es das Ziel dieser Arbeit, diesen Problemkreis zu beleuchten. Insbesondere soll dabei der Vergleich von Schalendrüsenanlagen unterschiedlicher Rudimentation im Vordergrund stehen. Es wäre natürlich ausserordentlich interessant, dabei auf die primitivsten recenten Vertreter der Cephalopoden, die sich noch durch höchstentwickelte Schalen auszeichnen *(Spirula, Nautilus)*, zurückgreifen zu können. Da jedoch die Embryogenese dieser archaischen Formen nicht zugänglich ist, müssen wir uns hier mit weniger ursprünglichen Arten begnügen. In der Absicht, möglichst die embryonal erfassbaren Extrema darzustellen, wurden *Sepia officinalis* und *Octopus vulgaris* und als intermediäre Form *Loligo vulgaris* ausgewählt. Leider war es aus zeitlichen Gründen und infolge Fehlens einer lückenlosen Materialserie nicht möglich, die interessante Gruppe der Sepioliden mit einzubeziehen.

Die vorliegenden Untersuchungen entstanden auf Anregung und unter der Leitung von Herrn PD Dr. P. Fioroni am Zoologischen Institut in Basel. Für seine stete Hilfsbereitschaft und Beratung während der Entstehung dieser Arbeit möchte ich meinem verehrten Lehrer herzlich danken. Mein Dank gilt ebensosehr

Frau E. Fioroni, die beratend zum Gelingen der zeichnerischen Abbildungen viel beigetragen hat. Herrn Prof. Dr. P. Drach, Directeur du Laboratoire Arago, und Herrn Dr. J. Soyer, Sous-directeur, bin ich für ihre freundliche Aufnahme im Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer sehr verbunden.

2. LITERATURÜBERBLICK

Da die Cephalopodenschale als systematisches Merkmal bedeutungsvoll ist, wird sie in zahlreichen systematischen Arbeiten erwähnt. Aus räumlichen Gründen soll jedoch im folgenden nur eine kleine Auswahl von Publikationen über die Schale und ihr Bildungsgewebe gegeben werden.

Schon früh hat der Bau des *Sepia*-Schulps die Naturwissenschafter beschäftigt. Als eines der ältesten Dokumente dafür ist die Beschreibung von SVAMMERDAMM (1738) in den „Biblia Naturae" anzusehen. — Aus dem 19. Jahrhundert datieren die Arbeiten von HYATT (1884) und RIEFSTAHL (1886), welch letzterer die kaum zutreffende Theorie des „intussusceptionellen Wachstums" entwickelt hat. LENDENFELD (1888), BATHER (1888 *a* und *b*) und BLAKE (1888) haben versucht, dieses wachstumstheoretische Postulat zu widerlegen. — In seiner 1898 erschienenen Arbeit weist APPELLÖF auf die Homologie der beiden seitlich im Mantelgewebe von *Octopus* verlaufenden Chitinstäbe mit den Schalen der zehnarmigen Tintenfische hin. — NAEF gibt 1921 in seiner hervorragenden Monographie über die Cephalopoden des Golfes von Neapel eine ausführliche Beschreibung des adulten *Sepia*-Schulps, des *Loligo*-Gladius und der Schalen anderer Gattungen.

Die neueren Untersuchungen von STEGEMANN (1961) und HACKMAN (1960) befassen sich mit der biochemischen Zusammensetzung der Schale, wobei auch diejenigen von *Loligo* und *Octopus* mit einbezogen werden. Schliesslich wären noch die Arbeiten über die Auftriebsfunktion der *Sepia*-Schale von DENTON and GILPIN-BROWN (1961) und DENTON et al. (1961), sowie die Publikationen von KÄLIN (1967 *a* und *b*) über den Feinbau des *Sepia*-Schulps zu erwähnen.

Über den Ursprung der Schalendrüsenanlage von *Sepia* als kreisförmige Einsenkung in der Mantelanlage und den embryonalen Schulp macht KÖLLIKER (1844) die ersten Angaben. USSOW (1874) weist auf die gleichartige Entstehung der Schalendrüse als allererste Organanlage bei verschiedenen Cephalopodenarten hin, wobei er eine einfache histologische Beschreibung beifügt. Bei *Argonauta* gibt dieser Autor an, dass die als grubenförmige Invagination erscheinende Schalendrüsenanlage im Verlauf der Embryonalentwicklung spurlos verschwindet. LANKESTER (1875) postuliert irrtümlicherweise Analoges für *Octopus*, wenn er schreibt *the fossa for the pen-sac is developed, but its margins never close in.* Im übrigen gibt er aber für *Loligo* eine durchaus zutreffende Schilderung der Schalen-

sackbildung. Eine weitere Notiz über die Verhältnisse bei *Sepia* findet sich bei VIALLETON (1888).

Allen diesen früheren Arbeiten ist gemeinsam, dass sie nur die noch offene Schalendrüsenanlage in Betracht ziehen; über das Schicksal des geschlossenen Schalensacks geben erst die Untersuchungen von APPELLÖF (1892 und 1898) und NAEF (1928) Auskunft.

Modernere Publikationen über die Schalendrüsenentwicklung fehlen ausser einigen nicht sehr detaillierten Arbeiten SACARRÃO's (1950, 1951, 1952 *a* und *b*). — Schliesslich seien KAWAGUTI und ODA (1963) mit ihrer elektronenmikroskopischen Studie über das schalenbildende Epithel bei der adulten *Sepia* erwähnt.

3. MATERIAL UND METHODEN

Das für die vorliegende Arbeit verwendete Tiermaterial entstammt ausschliesslich dem Mittelmeer in der Umgebung von Banyuls-sur-Mer. Während bei *Sepia officinalis* sowohl Embryonen von Gelegen aus Reusen als auch solche aus Eiern von im Schauaquarium gehaltenen Tieren Verwendung fanden, stammten sämtliche Laichschnüre von *Loligo vulgaris* aus Schleppnetzzügen im Katalanischen Meer. Die *Sepia*- und *Loligo*-Eier wurden bis zum Erreichen der gewünschten Entwicklungsstadien flottierend in Zuchtbecken mit fliessendem Meerwasser gehalten. Bei *Octopus vulgaris* gelangte die bei v. BOLETZKY (1968) beschriebene Fang- und Zuchtmethode zur Anwendung.

Die für die histologische Verarbeitung bestimmten Embryonen wurden in wässrigen Fixiermedien nach Bouin, Susa und Halmi fixiert. Nach Möglichkeit waren zuvor die Eihüllen wegpräpariert worden. Um eine Kontraktion der Mantel- und Trichtermuskulatur während des Fixierprozesses zu vermeiden, mussten ältere Embryonen meist mit einigen dem Meerwasser in der Präparierschale beigefügten Tropfen einer schwachen isotonischen $MgCl_2$-Lösung betäubt werden. Konservierungsmedium nach der Fixation war wie üblich 70%-iger Alkohol.

Für die histologische Verarbeitung des fixierten Materials erwies sich die bei MARTHY (1968) beschriebene Methode als die geeignetste. Dabei wurde jedoch grösstenteils an Stelle von Paraffin das im Handel erhältliche Paraplast-Gemisch [1] verwendet. Die zwischen 5 und 10 μ dicken Schnitte wurden hauptsächlich mit Mayer'schem Haemalaun-Benzopurpurin, Azan, Prenant und Masson's Trichrome gefärbt. Dazu kam für die Darstellung der Sekretion die PAS-Reaktion nach McManus und Hotchkiss (MCMANUS 1948). Als Ergänzung

[1] Sherwood, Medical Industries Inc., St. Louis, USA.

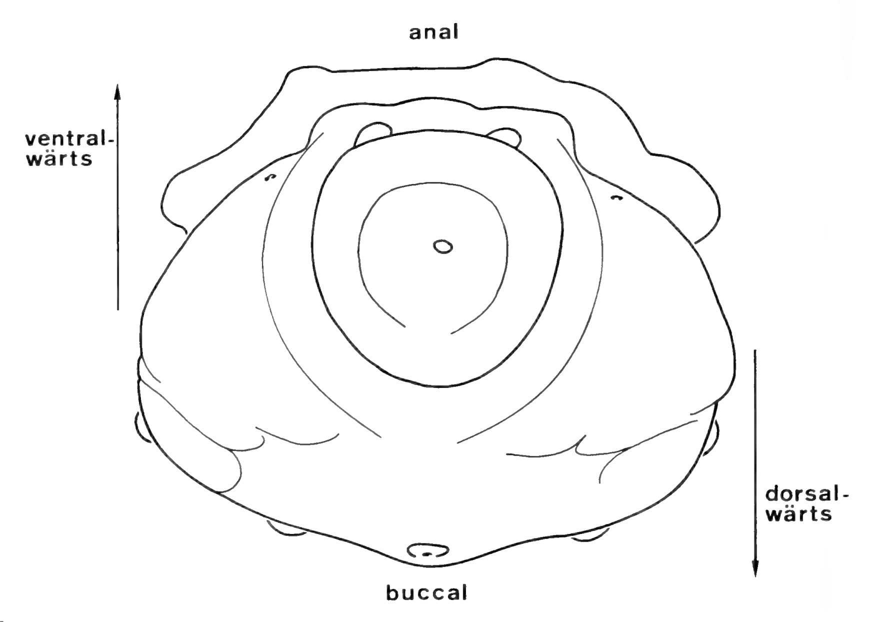
standen mir zusätzlich ältere *Octopus*-Schnittserien aus den Institutsbeständen und die vorzüglichen *Loligo*-Serien meiner Kollegin G. Meister, der an dieser Stelle für ihr Entgegenkommen herzlich gedankt sei, zur Verfügung.

Für die Anfertigung der Zeichnungen und photographischen Abbildungen der histologischen Präparate fand ein Wild-Mikroskop des Typs M-20 mit Zeichentubus und Aufsatzkamera Verwendung. Bei älteren *Octopus*-Präparaten war zudem häufig die Phasenkontrast-Optik erforderlich. Übersichtszeichnungen und rekonstruktive Darstellungen wurden mit einem Leitz-Prado Projektor mit Mikro-Vorsatz ausgeführt. — Die Aufnahmen der Abbildungen 4 *a—f* wurden mit dem „Cambridge“ Stereo-Scan Rasterelektronenmikroskop der Firma Ciba-Geigy in Basel angefertigt. Ich möchte an dieser Stelle Herrn Dr. E. Martin und seiner Mitarbeiterin Frl. Ch. Brücher für ihr Verständnis und ihre Bemühungen herzlich danken.

Für die Präparation der embryonalen *Sepia*-Schulpe wurden die von den Eihüllen befreiten Tiere mit einer Überdosis $MgCl_2$ abgetötet. Bei älteren Embryonen wurde direkt anschliessend der Schulp unter einer Wild-Binokularlupe M-5 mit speziell spitz zugeschliffenen Uhrmacherpinzetten herauspräpariert und in 70%-igen Alkohol oder 4%-iges Neutralformalin verbracht. Embryonen jüngerer Stadien mazerierten sich sehr leicht, nachdem sie während 12—16 Stunden post mortem in Meerwasser belassen wurden. Die gleiche Methode erwies sich bei den viel kleineren *Loligo*-Embryonen als weniger günstig. — Für den Kalknachweis in den embryonalen *Sepia*-Schulpen gelangte die nach SPALTEHOLZ modifizierte Alizarinlack-Reaktion des Zoologischen Institutes der Universität Fribourg mit gutem Erfolg zur Anwendung. Daneben waren aber auch die altherkömmliche HCl-Probe und die bei streifender Beleuchtung gut erkennbaren weisslichen Trübungen in den Schulpen brauchbare Indizien für die Verkalkung.

Die Einteilung der Entwicklungsstadien erfolgte aufgrund der Angaben von NAEF (1928). Wegen der besseren Abgrenzbarkeit der Stadien waren für die Bestimmung der älteren Embryonen die auf der NAEF'schen Einteilung basierenden Arbeiten von FIORONI (1964 und 1965) über embryonales Grössenwachstum und Musterentwicklung wegleitend.

Für die räumliche Orientierung der Embryonen soll die physiologische Lage der Adultform massgebend sein. Dabei muss wegen der entscheidenden Formveränderungen nach der Auffaltung des Keims die Lagebeziehung sowohl für jüngere als auch für ältere Embryonen definiert werden (Fig. 1 *a* und *b*).



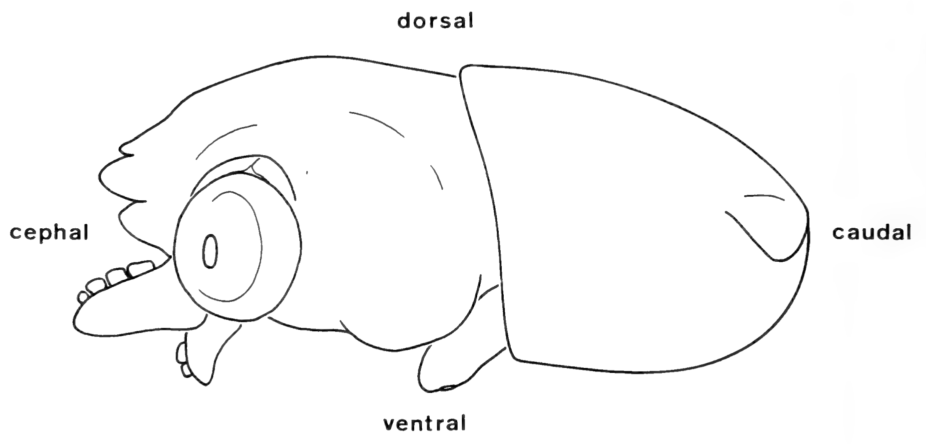


Fig. 1.

Lagebeziehungen bei einem jungen (*a*) und einem älteren (*b*) Embryo am Beispiel von *Loligo vulgaris*.
(Nach Naef, 1928).

4. DEFINITION DER ERSTEN SCHALENDRÜSENANLAGE

Bei der Besprechung der Schalendrüsenentwicklung erhebt sich zunächst die Frage, welcher Zustand als ihr Ausgangspunkt anzusehen ist. Dabei ergeben sich drei verschiedene Möglichkeiten:

— Ihr Beginn könnte auf den Zeitpunkt festgelegt werden, zu welchem im Gebiet der Zentrallücke histologisch feststellbare epitheliale Veränderungen auftreten, oder
— wenn die Fläche der Zentrallücke, welche sich in der ersten Phase der Embryonalentwicklung noch stark verkleinert, ihre geringste Ausdehnung erreicht hat, oder
— sobald die Invagination der Schalendrüsenränder beginnt.

Es hat sich gezeigt, dass es aus Gründen der Vergleichbarkeit am zweckmässigsten ist, das dritte Kriterium in Betracht zu ziehen, da dieses bei allen drei zu beschreibenden Species zeitlich eindeutig definiert werden kann. Im folgenden wird daher die Invagination als eigentlicher Anfang der Schalendrüsenentwicklung bezeichnet. Die Verhältnisse vor diesem Zeitpunkt werden jeweils unter „Frühentwicklung" kurz gestreift.

5. SEPIA OFFICINALIS

5.1. **Überblick über die embryonale Schalendrüsenentwicklung**

Bei der embryonalen Entwicklung des Schalendrüsenkomplexes lassen sich drei verschiedene Phasen unterscheiden:

A. Während sich im Laufe der embryonalen Frühentwicklung eben erst die Mantelanlage vom übrigen Keimscheibenmaterial abzuheben beginnt, wird die Schalendrüse als nahezu kreisrunde Einsenkung in ihrem Zentrum sichtbar. In der Folge wird nun der Boden des invaginierten Epithelstücks durch die aufgewölbten Ränder überwachsen und verschwindet schliesslich gänzlich unter dem Mantelgewebe. Gleichzeitig mit dem Überwachsungsvorgang läuft eine primäre Differenzierung der so ins Innere verlagerten Epithelien ab: Das eingesenkte Schalendrüsenepithel — im folgenden „primäres Epithel" genannt — wird zu einem hohen Zylinderepithel, während sich die Zellen des eingestülpten Epidermisgewebes — im folgenden „sekundäres Epithel" — abflachen.

B. Sofort nach Verschluss des Schalendrüsenporus beginnt die Sekretion. In das Lumen zwischen primärem und sekundärem Epithel wird ein zartes Schalenhäutchen abgeschieden. Sehr bald nach dem ersten Sekretionsschub ergreifen neue Umformungsprozesse die beiden sezernierenden Epithelien; die sekundäre Differenzierung setzt ein. Während das primäre Drüsenepithel mit Ausnahme eines schmalen Randstreifens kubische Gestalt annimmt, erfährt das sekundäre eine sehr starke Abflachung, welche ihm schliesslich den Aspekt eines niedrigen Plattenepithels verleiht.

C. Damit haben die beiden den Schalensack auskleidenden Epithelien ihre endgültige Form angenommen. Von diesem Zeitpunkt an beschränkt sich ihre Tätigkeit auf Sekretion und Wachstum mit geringer Zellvermehrung.

Als Folge der allmählichen Kontraktion der Keimscheibe und der dann vor allem in Richtung der Längsachse ausgeprägten Wachstumsaktivität des Embryos hat sich auch die Lage der Schalendrüsenebene bezüglich der Mantelachse auffällig verändert. Betrug der Winkel zwischen Drüsenebene und Mantelachse anfänglich nahezu 90°, verkleinerte er sich im Verlaufe von Phase B und C bis zur Schlüpfreife des Embryos auf ca. 15—20°.

5.2. **Die äusserlich sichtbare Bildung des Schalensacks**

Mit dem Beginn der Auffaltung der Keimscheibe zwischen den Stadien VII und VIII zeigt sich am Totaltier die erste Anlage der späteren Schalendrüse (Fig. 2 *a*). Der Keim liegt auf dieser Entwicklungsstufe der Dotterkugel als flache, den grössten Teil der einen Hemisphäre bedeckende Kalotte auf. In seinem zentralen Bereich, leicht gegen ventral verlagert, findet sich die Mantelanlage. Diese besteht aus einer flachen Scheibe, deren Rand sich als schwacher Wulst vom übrigen Keim absetzt. Dorsalwärts vom Zentrum dieses Gebildes beginnt sich am Anfang der Schalensackbildung eine nahezu kreisförmige ebene Fläche von ca. 0,3 mm^2 Ausdehnung einzusenken, das künftige primäre Schalendrüsenepithel.

Stadium IX. Auf der sich nun konvex aufwölbenden Mantelanlage, deren ventralwärts gelegene Partie grösser geworden ist, hat sich die Öffnung der Schalenfalte verengt. Dabei ist ein rhombischer Porus entstanden, dessen ventral gerichtete Ecke abgerundet bleibt (Fig. 2 *b*). Lateral und oralwärts läuft die Verschlussfigur in drei Furchen aus, welche topographisch mit dem Ort des späteren Hoyle'schen Schlüpforgans übereinstimmen. Ventralwärts der beiden Querfurchen schliessen sich als Anlage der Flossen zwei flache Wülste an. Die charakteristische Form des sich schliessenden Porus und die Lage der drei Verschlussnähte legt die Vermutung nahe, dass der Verschlussvorgang vorwiegend aus lateral-oraler Richtung erfolgen muss. Diese Annahme wird im folgenden durch die histologischen Untersuchungen bestätigt (S. 182).

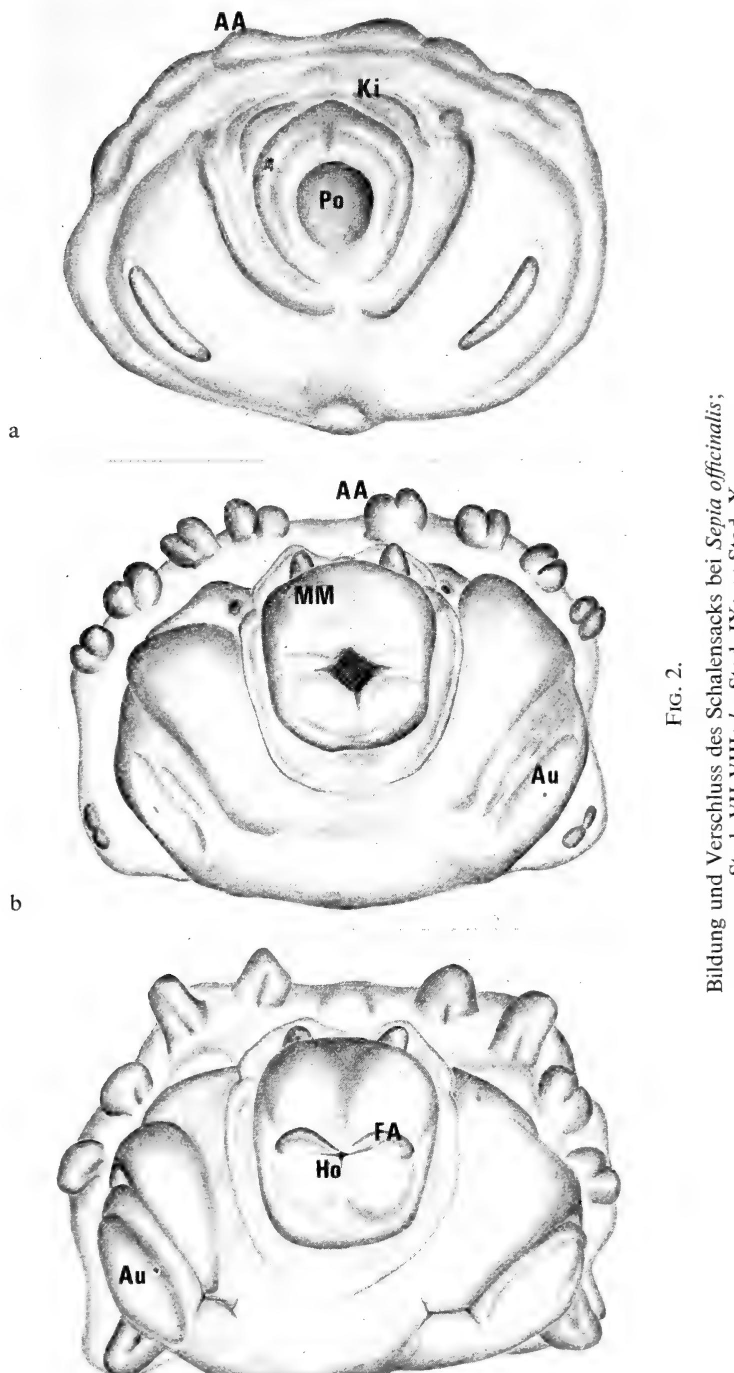


Fig. 2.

Bildung und Verschluss des Schalensacks bei *Sepia officinalis*;
a : Stad. VII-VIII; *b* : Stad. IX; *c* : Stad. X.
(Vgr. ca 24X)

Die Keimscheibe beginnt sich nun unter Abhebung vom Dotter zusammenzuziehen. Auf der im Stadium X deutlich vom übrigen Keim abgehobenen Mantelanlage treten die beiden stark profilierten halbkreisförmigen Lappen der Embryonalflossen hervor. Diese erreichen im Stadium XVI ihre endgültige Form; weitere geringe Veränderungen erfolgen erst postembryonal (Naef, 1928). Dazwischen, leicht gegen oral verlagert, kennzeichnet eine kleine Grube den fast verschlossenen Schalendrüsenporus. Lateral davon ausgehend, verlaufen entlang dem Flossengrund die beiden Querschenkel der T-förmigen Verschlussnaht (Fig. 2 *c*), während eine feine, zwischen zwei schwache Mantelerhebungen eingebettete Linie den vom Porus Richtung Mundöffnung verlaufenden dritten Nahtschenkel bezeichnet.

Im Stadium X-XI schliesst sich der Porus vollständig. Die Ausbildung des Schalensacks ist damit abgeschlossen, und die Abscheidung der Embryonalschale in seinem Lumen setzt ein.

5.3. Morphogenese des Embryonalschulps

Trotz der stark abnehmenden Transparenz des Integuments kann am Totalembryo im Stadium XI-XII der Anfang einer winzigen Schale erkannt werden. Es handelt sich dabei um ein äusserst dünnes Häutchen, das wegen seiner Zartheit noch nicht freipräpariert werden kann.

Der Schalensack von Stadium XIV enthält ein sehr feines, im Umriss breit eiförmiges, häutiges Gebilde. Seine Form ist noch sehr weit von derjenigen des postembryonalen Schulps entfernt. Caudal folgt der Schalenrand in einem breiten Bogen zunächst der pallialen Muskulatur, um dann in zwei konvergenten, leicht gebogenen Linien gegen cephal vorzudringen, wo er ohne den vorderen Mantelrand zu erreichen mit einem etwas spitzeren Bogen abschliesst (Abb. 1 *a*). Im Gegensatz zu Stadium XIII, wo das Schalenhäutchen noch vollständig unverkalkt ist, erscheint seine zentrale Partie milchig trüb. Salzsäureprobe und Alizarinrot-Färbung zeigen an dieser Stelle positive Resultate, so dass auf eine schwache Verkalkung geschlossen werden darf. Zuwachszonen treten noch keine auf; hingegen sind bei etwas weiterentwickelten Embryonen im hinteren Schulpdrittel als Vorstufen der ersten Pfeilerelemente einige wenige Kalkkonkremente sichtbar.

Im Stadium XV (Abb. 1 *b* und *c*) hat der vordere Rand des flachgewölbten Schulps die cephale Mantelkante erreicht. Seine Seitenränder verlaufen nun bis ins vordere Schalendrittel fast parallel zueinander und schliessen dann mit einem breiteren Bogen als im vorangehenden Stadium ab. Am hinteren Schalenpol wird eine Neubildung sichtbar: Längs des ganzen caudalen Bogens bis an die Stelle, wo der Schulp der pallialen Muskulatur nicht mehr anliegt, hat sich der Rand hutkrempenartig aufgefaltet. Naef (1928) interpretiert diese Struktur in Anlehnung an die Verhältnisse bei der fossilen *Belosepia* als Rudiment des Ven-

tralfortsatzes älterer Formen. Trotzdem diese Theorie nicht als erwiesen gelten kann, wird im folgenden die NAEF'sche Bezeichnung verwendet. — Bezüglich der Verkalkung hat sich das Bild ebenfalls gewandelt: Nur noch ein schmaler Streifen, der am vorderen Schalenrand seine grösste Breite hat und sich gegen das hintere Drittel des Schulps allmählich verliert, bleibt unverkalkt und transparent. Die ganze übrige Fläche, besonders aber die hintere Schalenhälfte, ist verkalkt. Mehr oder weniger senkrecht von der Innenfläche der am stärksten gewölbten Partie abstehend treten die ersten Pfeiler auf. Diese inserieren proximal fast punktförmig, während sie gegen die distalen Enden, auf welche später das erste Septum abgeschieden wird, breiter werden.

Der Embryonalschulp nähert sich im Stadium XVI beträchtlich seiner definitiven Form (Abb. 1 *d* und 2 *a*), indem sich die breiteste Stelle von der caudalen in die cephale Hälfte verlagert hat. Er enthält nun die erste voll ausgebildete Kammer, welche ventral über der ersten Pfeilerschicht durch ein verkalktes Septum abgegrenzt wird. Diese Zone des Rückenschildes ist im Vergleich mit Stadium XV wesentlich kräftiger verkalkt, während die seitlich und vorne anschliessende Region gegen den Rand hin noch eine schwächere Kalkeinlagerung aufweist. Unverkalkt bleibt auch hier nur eine verhältnismässig schmale Zone, die sich von der vorderen parabolisch geformten Spitze bis gegen das hintere Schalendrittel erstreckt. Bei genauerer Betrachtung fällt dorsomedial in der Nähe des Schulphinterrandes eine intensiv verkalkte Stelle auf. Spätere Stadien lassen erkennen, dass es sich dabei um die erste Anlage des Rostrums handeln muss, die überraschenderweise schon auf dieser frühen Entwicklungsstufe in Erscheinung tritt. Die Pfeiler in der abgeschlossenen Schulpkammer zeigen einen grossen Formenreichtum. Die grössten und bestausgebildeten sind im Kammerzentrum zu finden, während bei den randständigen die feinere Ausgestaltung erst andeutungsweise verwirklicht ist. Mit kleineren, meist in der Körperlängsachse ausgerichteten Bälkchen liegen die Pfeiler der Innenseite der dorsalen Platte auf. Senkrecht dazu schliessen daran einseitig offene Hohlprofile an, die sich gegen ihr ventrales Ende stark verbreitern und in mäanderartigen Figuren, ebenfalls vorwiegend in Richtung der Körperhauptachse verlaufend, auf dem Septum enden (Abb. 4 *a*—*f*). Die Ausbildung der Pfeiler als Hohlprofile bewirkt eine maximale statische Festigkeit mit minimalem Materialaufwand und geringem Volumen der Stützelemente. Im verkalkten Streifen ausserhalb der Kammer sind noch keine Pfeiler ausgebildet. Kleine Kalktuberkel in der Nähe der Kammer und auf dem Septum selbst lassen jedoch darauf schliessen, dass die Abscheidung der zweiten Pfeilerschicht bereits begonnen hat.

Diese zweite Zuwachsschicht schliesst sich auf Stadium XVII. Zugleich erscheinen in der erstgebildeten Kammer — im Präparat infolge der Totalreflexion als dunkle Stellen sichtbar — Gasblasen, die bei einigen der untersuchten Exemplare fast den ganzen Raum füllen. Teilweise sind auch schon in der zweiten Luft-

kammer einzelne kleine Blasen sichtbar. Dies ist der erste Hinweis auf die spätere auftriebsregulatorische Funktion des Schulps.

Die Schale von Stadium XVIII (Abb. 2 *c* und *d*) umfasst drei geschlossene Luftkammern. Das Periostracum ist nun in seinem caudalen Abschnitt mit einer

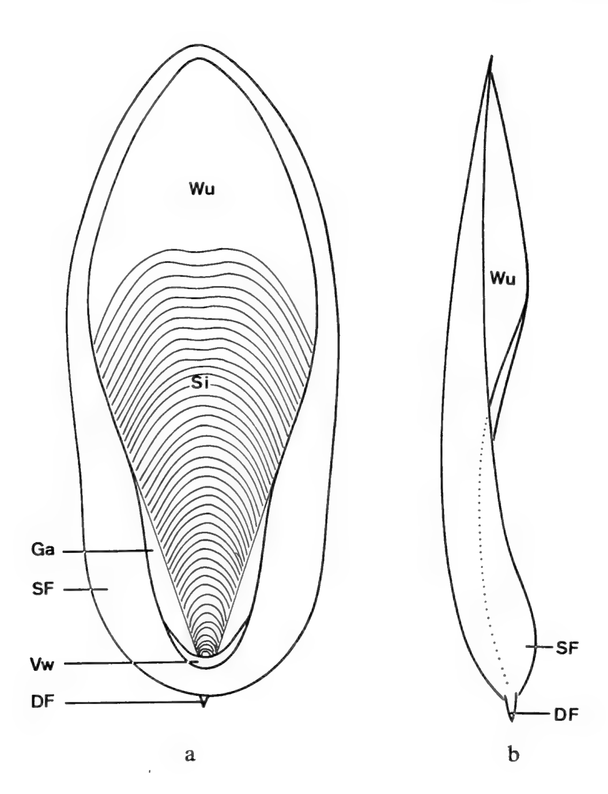


Fig. 3.

Schale einer adulten *Sepia officinalis*.
a) Ventralansicht.
b) Seitenriss.
(Nach Naef verändert).

massiven Kalkdecke versehen. Gegen den Schalenrand hin nimmt die Stärke der Inkrustierung wie bei den jüngeren Schalen allmählich ab, um lateral in einen bis zum vorderen Schulprand sich verbreiternden, unverkalkten Gürtel überzugehen. Der den hinteren Rand umsäumende, durch eine scharfe Kante vom Rückenschild getrennte Ventralfortsatz ist markanter geworden. Auf seiner dorsalen Fläche hebt sich eine dicke, vor dem äusseren Fortsatzrand unregelmässig endende Kalkkruste ab (Abb. 2 *d*). An den Ventralfortsatz anschliessend folgt auf beiden Seiten als Anlage der Seitenflügel je eine leichte seitliche Ausbuchtung der Rückenplatte. Diese Anlagen werden bis zum Schlüpfstadium keine wesent-

liche Grössenzunahme erfahren, da der Hauptakzent ihres Wachstums in der postembryonalen Phase der Entwicklung liegt. Der Dornfortsatz, bisher nur sehr undeutlich, erscheint nun als kleiner Kalkhöcker am Caudalende der ersten Kammer. Zugleich tritt auf der Schaleninnenfläche die Gabelanlage auf. Als feiner, intensiv weisser Streifen verläuft sie, stets der zuäusserst liegenden Septengrenze folgend, um das ganze hintere Schalendrittel. Damit sind sämtliche beim Schulp des Adulttieres unterscheidbaren Teile — gleichzeitig aber auch alle innern Körperorgane (NAEF, 1928) — in ihrer typischen Anordnung angelegt.

Auf Stadium XIX, unmittelbar vor dem Schlüpfen, enthalten die Schulpe der Sepia-Embryonen 6—8 Kammern. Die Variabilität der Septenzahl ist eine Folge der in diesem zeitlich lange dauernden Entwicklungsabschnitt sukzessiven Zunahme von dorsaler Mantellänge und Schalengrösse (vgl. FIORONI, 1964). Es bleibt zu untersuchen, ob kleinere Unterschiede in Temperatur, Sauerstoffgehalt und Salinität des Aufzuchtmediums einen direkten Einfluss auf das Schalenwachstum ausüben, wie dies CHOE (1963) für adulte Sepiiden nachgewiesen hat, oder ob dadurch lediglich die Geschwindigkeit der gesamten Embryonalentwicklung verändert wird. — Die Schulpform ist nun der definitiven sehr ähnlich. Nur noch die leicht parabolische cephale Schalenspitze, welche sich erst gegen den Schlüpfmoment hin abrundet, ist als Embryonalmerkmal zu werten. NAEF (1928) glaubt in dieser transitorischen Struktur eine phylogenetische Reminiszenz des bei den Sepiiden fehlenden Proostracums zu sehen. Im Querschnittsbild zeigt der Rückenschild in seiner cephalen Partie eine sehr geringe Wölbung, die dann aber gegen den ältesten Teil, den Bereich der ersten Luftkammer, grösser wird. Dies bedeutet, dass die Krümmung des Periostracums im Verlaufe der Embryonalentwicklung stetig abnimmt. Im Gegensatz dazu verläuft die aus den einzelnen Septa gebildete Ventralfläche des Schulps nahezu eben. Die Kammersepta haben sich alternierend mit je einer Pfeilerschicht so übereinander gelegt, dass von jedem früher gebildeten Septum caudal ein schmaler Randstreifen frei bleibt. Die Gesamtheit aller dieser Streifen entspricht der Siphonalzone, während der cephal daran anschliessende, vom letzgebildeten Septum überdeckte Teil dem Wulst der Adultschale homolog zu setzen ist.

Bei der Betrachtung der jüngeren Kammern wird eine gewisse Regelmässigkeit in der Verteilung und Anordnung der Pfeiler deutlich: Während die Pfeiler an sich konzentrische Reihen um die erste Kammer bilden, lassen ihre Verankerungselemente — apikal die nun sehr langen „Bälkchen“ und basal die Mäanderungen — eine radiale Ausrichtung erkennen. Die in den ersten Kammern noch recht kurzen Bälkchen und Basalenden sind in jeder folgenden etwas länger geworden. Es lässt sich also in Richtung der jüngeren Luftkammern ein Gradient bezüglich der Verlängerung der apikalen und basalen Auflagelinien der Stützelemente feststellen. Aber nicht nur in dieser Beziehung ist die Pfeilerausbildung unterschiedlich. In den einzelnen Duten der Siphonalzone werden sie basal nicht

von einer zusammenhängenden Mäanderlinie begrenzt, sondern sie enden in lauter kleinen, füsschenartigen Gebilden. Eine weitere Besonderheit betrifft die Lage der Pfeiler aufeinanderfolgender Kammern: Unterhalb der gewundenen Basallinie eines Pfeilers entspringt aus dem dazwischenliegenden Septum ein solcher der nächstfolgenden Pfeilergeneration. Auf diese Weise werden die Stützelemente genau übereinander angeordnet. Durch diese Architektonik wird mit den gegebenen Bausteinen die grösstmögliche Druckfestigkeit des ganzen Systems erzielt.

Im Schulp des juvenilen und adulten Tieres finden sich regelmässig noch weitere Festigungselemente, die zwischen die Septen eingeschobenen chitinösen Interseptallamellen. Wie Naef (1921-1928) jedoch bereits feststellte, treten diese erst postembryonal auf. Offenbar kann bei der Embryonalschale noch auf diese zusätzliche Verstärkung verzichtet werden.

Mit Ausnahme der Interseptallamellen ist das Differenzierungswachstum des Schulps mit dem Eintritt in die Postembryonalphase abgeschlossen. Was nun noch folgt, ist reines Appositionswachstum.

5.4. **Frühentwicklung**

Das Gebiet der Zentrallücke des jungen *Sepia*-Keims zeichnet sich durch Fehlen einer Entomesodermschicht zwischen Ektoderm und Dotterepithel aus. Histologisch unterscheidet sich das Zentrallückengewebe jedoch kaum vom übrigen Ektoderm. Aus diesem Grund kann die Zentrallücke auf Stadium VI und VII, wo sie bereits von entomesodermalem Gewebe unterlagert ist, auf dem Keim nicht mehr mit Sicherheit identifiziert werden.

5.5. **Morphogenese des Schalensacks**

Abbildung 5 *a* zeigt einen Sagittalschnitt durch den medianen Teil der invaginierten Zone von Stadium VIII. In sehr auffälliger Weise verläuft die Oberfläche des künftigen primären Schalendrüsenepithels bis zuäusserst zum eingestülpten Rand eben und ungefähr auf gleicher Höhe wie das übrige Ektoderm, um sich dann, nahe am Rand schräg nach unten umbiegend, unter die Epidermis zu schieben. Die Tiefe des so entstandenen Falzes ist rings um die Schalendrüsenanlage unterschiedlich. Der am deutlichsten eingefaltete Randstreifen findet sich auf der der Kiemenanlage zugewandten Partie, während der buccalwärts gelegene Abschnitt die geringste Falztiefe aufweist. Die Dicke des von einer schwachen Mesodermschicht unterlagerten invaginierten Epithels schwankt zwischen 10 und 18 μ, wobei die dickste Stelle im Zentrum und die schwächste am buccalen Rand zu verzeichnen ist. Die ganze Zone ventralwärts vom Zentrum weist durchwegs eine Stärke von ca. 16 μ auf. Die wohl auffälligste

histologische Struktur stellt die auf diesem Stadium in der PAS-Färbung tief purpurrot tingierende, sehr kräftige Basalmembran dar. Diese Mucopolysaccharide enthaltende Lamelle tritt unter der ganzen Schalendrüsenanlage sehr deutlich in Erscheinung, während sie sich unter dem angrenzenden Ektoderm nur als dünnes, kaum wahrnehmbares Häutchen hinzieht. Interessant ist die Tatsache, dass in keinem späteren Stadium mehr eine derart kräftig ausgebildete Basalmembran zu finden ist.

Das künftige primäre Schalendrüsenepithel weist gegenüber dem übrigen Ektoderm mehr Zellen pro Längeneinheit auf. In dem am dichtesten gedrängten Abschnitt, vom ventralwärts gelegenen Rand bis über das Zentrum der Anlage hinaus, stecken die Zellen keilförmig ineinander. Es scheint als ob die Zellvermehrung vorweggenommen und das eigentliche Streckungswachstum erst später folgen wird. Die Zellgrenzen sind auf Schnitten nur in der Randzone eindeutig feststellbar. Die Zelloberfläche bildet ein unregelmässiger, „ausgefranst“ erscheinender Plasmasaum. Es macht den Anschein, als ob es sich dabei um ausserordentlich lange Mikrovilli handelte; genauen Aufschluss könnte jedoch nur eine elektronenmikroskopische Untersuchung geben. Grösse und Form der durchwegs basal liegenden Zellkerne sind sehr unterschiedlich. Am häufigsten sind rundliche Kerne von ca. $8 \times 6\,\mu$, die sich von den durchschnittlich um $2\,\mu$ höheren der Epidermis nur sehr wenig unterscheiden. Da die Kerne der ganzen Keimanlage Polynucleolie zeigen, kann dieses Merkmal nicht als für die Schalendrüse repräsentativ gelten. Auch in bezug auf die Zellteilungsaktivität unterscheidet sich das invaginierte Epithel nicht wesentlich von der Epidermis. Mitosen sind in beiden Geweben ungefähr gleich häufig anzutreffen.

Besondere Beachtung verdient das Randgebiet der Anlage. Hier liegen die Zellen des späteren sekundären Epithels denen des primären mit den Oberflächen unmittelbar auf, wobei die Zellen beider Epithelien leicht schräg einwärts gegen die Öffnung des eingeschlagenen Randes weisen. Sie sind durchschnittlich höher als die andern Epithelzellen und besitzen über dem an der Basis liegenden Kern eine sehr helle Plasmazone, die sich apikal noch stärker aufhellt. Abgesehen von diesen speziellen Randzellen können zwischen dem Schalendrüsenepithel und dem übrigen Ektoderm noch keine wesentlichen Unterschiede festgestellt werden.

Auf Stadium IX ist der Invaginationsprozess bedeutend fortgeschritten (Abb. 5 *b*). Während die Grösse der eingesenkten Epithelfläche unverändert geblieben ist, ist diese zu etwa drei Vierteln von Mantelgewebe, bestehend aus dem sekundären Schalendrüsenepithel, interstitiellem Mesoderm und Ektoderm, überwachsen worden. Der genaue Ablauf des Schalensackverschlusses kann anhand der histologischen Präparate nicht eindeutig geklärt werden. Die aus dem Zellbild abgeleiteten Vermutungen müssten durch entsprechende Zellmarkierungsversuche verifiziert werden. Es scheint jedoch, als ob zwei voneinander unabhängige Vorgänge am Überwachsungs- und Verschlussprozess beteiligt wären:

normales mitotisches Wachstum, teilweise verbunden mit einer Gewebestreckung, und eine Proliferation am Porusrand durch Migration ganzer Zellen (Abb. 5 *d*). An der Grenze zwischen Epidermis und sekundärem Schalendrüsenepithel ist ein ungeordnetes Vorstossen einzelner Zellen gegen die Porusöffnung zu beobachten. Die Herkunft dieser migrierenden Zellen ist vorläufig noch ungewiss. Auf einigen Schnitten scheinen sie aus dem interstitiellen Bindegewebe zwischen Epidermis und sekundärem Epithel durchzustossen. Anderseits erwecken sie teilweise auch den Eindruck von Abkömmlingen der dem Porus benachbarten Partie des sekundären Schalendrüsenepithels. Es kann aber mit einiger Sicherheit gesagt werden, dass diese Wucherzellen nicht durch mitotische Teilungen der Zellen am Porusrand entstanden sind, da in diesem Gebiet keine spezielle Anhäufung von Mitosen feststellbar ist. Ein solches Vorschubwachstum kann an der dorsalen und lateralen, sowie ganz schwach an der ventrolateralen Porusrandpartie beobachtet werden. Es fällt dabei auf, dass diese Randabschnitte spitzer zulaufen als der ganz ventral gelegene, wo keine solchen Zellen auftreten. Auf medianen Sagittalschnitten wird nun auch beim normalen Wachstum der die Schalendrüse überwachsenden Gewebedecken eine ungleiche Wachstumsintensität deutlich. Die dorsalwärts vom Porus gelegene Partie weist gegenüber der ventralwärts liegenden einen beträchtlichen Wachstumsvorsprung auf (vgl. auch Fig. 4). Die im dorsalen Schenkel stärkere Dehnung der Zellen des sekundären Drüsenepithels — durchschnittlich $3{,}5 \times 19\,\mu$ messend gegenüber $4{,}5 \times 13\,\mu$ — und das viel lockerere Mesodermgewebe deuten auf ein in dieser Region intensiviertes Streckungswachstum hin. Die Kombination der beiden Überwachsungsmodi liefert die Erklärung für die morphologisch beobachtbare Porusverschlussfigur mit den drei T-förmig auslaufenden Nähten. Das primäre Schalendrüsenepithel besteht aus hochprismatischen, schlanken Zellen mit basal liegenden ovalen Zellkernen von $6\,\mu$ Breite und $12\,\mu$ Höhe. Mit Ausnahme eines relativ schmalen Randstreifens ist es zweireihig[1] aufgebaut (Fig. 5 *a*). Bei einzelnen Embryonen zeigt es dorsalwärts schon erste Ansätze zur Dreireihigkeit. Die Epithelzellen unterscheiden sich nun durch ihr heller angefärbtes, weniger dichtes Plasma von den gewöhnlichen Epidermiszellen des Integuments. Häufig finden sich über den ebenfalls helleren Kernen, kappenartig diesen aufsitzend, kleine, wohl dem Golgifeld der wenig später sezernierenden Zellen entsprechende Vakuolen. Im distalen Teil des primären Epithels können häufig Mitoseformen beobachtet werden. Die betreffenden Zellen sind erheblich breiter als die normalen Epithelzellen. Ihr Plasma zeigt eine extrem starke Aufhellung. Die Teilungsebene liegt wie auch auf allen späteren Entwicklungsstadien stets senkrecht zur Basalmembran. Auf diese Weise wird verhindert, dass das Epithel zwei- und

[1] Infolge differierender Zellhöhe erreichen nicht alle Zellen die Epitheloberfläche; da aber alle Zellbasen der Basalmembran aufsitzen, ist das mehrreihige Epithel im Prinzip einschichtig (Leonhardt, 1969).

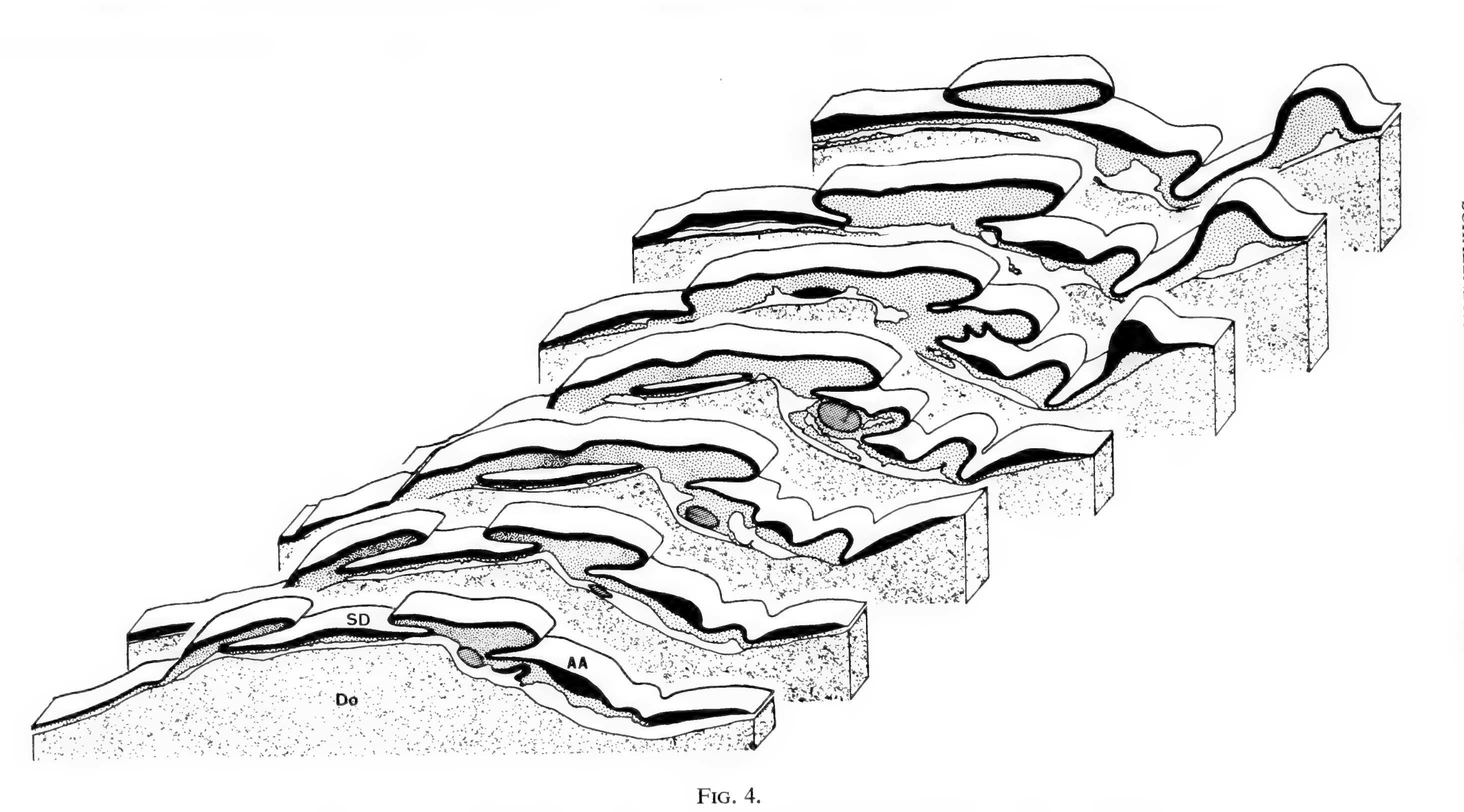


FIG. 4.

Rekonstruktive Darstellung anhand von Parasagittalschnitten durch einen *Sepia*-Keim auf Stadium IX.

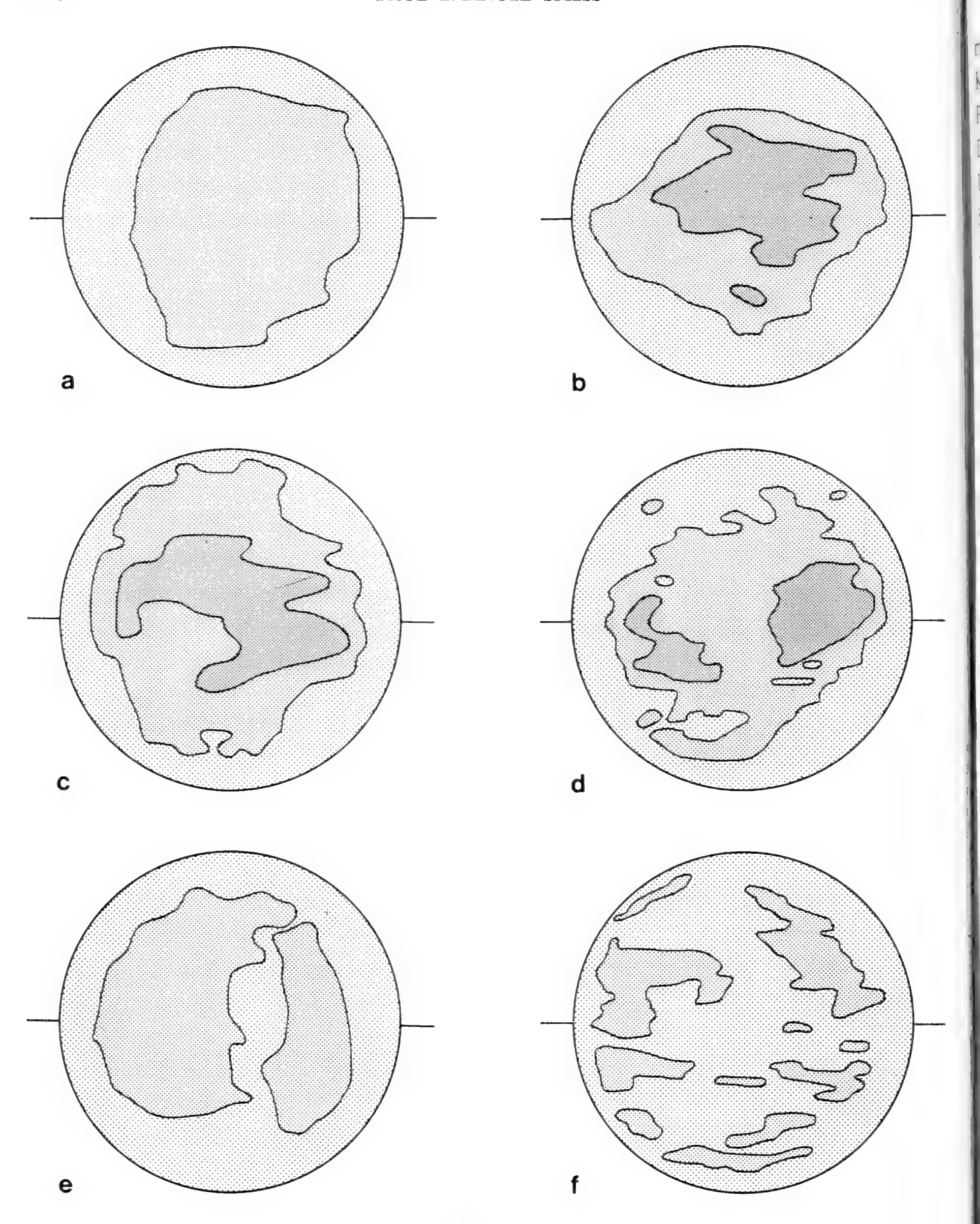


FIG. 5.

Schema der zeitweiligen Mehrreihigkeit des primären Schalenepithels von *Sepia officinalis.* Um einen direkten Vergleich zu ermöglichen, wurden die Epithelien der verschiedenen Stadien auf gleiche Kreisflächen projiziert. Die Orientierung wurde so gewählt, dass links caudal und rechts buccal bedeutet. Die verschieden dicht gerasterten Flächen repräsentieren von hell zu dunkel Zonen mit 1, 2 und 3 Zellreihen.

a: Stad. IX; *b:* Stad. X; *c:* Stad. XI; *d:* Stad. XII; *e:* Stad. XIII; *f:* Stad. XIV.

mehrschichtig wird. Oft treten am Epithelrand auch Zellen mit kleineren kugeligen Kernen auf. Die starke Basophilie dieser Kerne und der sie umgebende sehr helle Plasmasaum lassen auf Prophasen von Mitosen schliessen. Im ganzen primären Drüsenepithel sind die Zellgrenzen deutlich sichtbar, besonders aber in der Übergangszone zum sekundären Epithel. — Unter der Schalendrüsenanlage breitet sich eine aus maximal zwei Zell-Lagen bestehende Mesodermschicht aus, die gegen den Dottersack hin vom Sinus posterior unterlagert wird.

Der Schalensack hat sich im Stadium X-XI vollständig geschlossen (Abb. 5 *e*). Die Verschluss-Stelle liegt wenig ventralwärts über der Grenze zwischen zentralem und ventralem Drittel der in ihrer flächenmässigen Ausdehnung noch unveränderten Schalendrüsenanlage. Dies bringt deutlich zum Ausdruck, dass die Überwachsung vorwiegend aus dorsaler Richtung erfolgt ist. Das histologische Bild der Verwachsungsstelle ist sehr charakteristisch (Abb. 6 *a*): Sie wird durch einen tiefen Einschnitt im Integument markiert, zu dessen beiden Seiten sich die Epidermis wulstartig aufwirft. Direkt unter dem Verschlusspunkt sind noch keine Mesodermzellen zu finden. Die tief herabreichende epidermale Schicht wird hier lediglich durch sternförmig auf diesen Punkt gerichtete Plasmaausläufer der benachbarten Mesodermzellen unterlagert. Am stärksten weicht das im Verschlussgebiet leicht gegen die Epidermis hochgezogene sekundäre Schalendrüsenepithel von seiner normalen Gestalt ab. An die Stelle der normalerweise langgestreckten Zellen mit flachen, liegenden Kernen treten grosse, dichtgepackte kubische Zellen mit kugeligen oder hochovalen Kernen. Dem Aussehen und der Grösse nach entsprechen diese Zellkerne etwa jenen der Mesodermzellen, was die Theorie der aus dem interstitiellen Mesoderm ausgewanderten Randzellen stützen würde. Häufig können apikal auf diesem Epithelbereich ins Innere des Schalensacks ragende, unregelmässig geformte Plasmafortsätze der Randzellen beobachtet werden. Offenbar werden infolge der aussergewöhnlichen Zelldichte an der Nahtstelle ganze Plasmabezirke lumenwärts verlagert. — Kurz nach dem Verschluss des Schalensackes kann bei einzelnen Individuen auf Schnitten bereits das erste Einsetzen der Sekretion festgestellt werden. Es handelt sich jedoch stets nur um unbedeutende Sekretspuren, die in oder auf den Zellköpfen des primären Schalendrüsenepithels erscheinen. Ein Schalenhäutchen ist in keinem Fall sichtbar.

Auf Stadium XI hat die Mantelanlage durch den Beginn der Umwachsung des Körperhinterendes eine merkliche Aufwölbung erfahren. Als Folge davon hat sich die Ebene des Schalendrüsenkomplexes, vorher nahezu senkrecht zur Körperhauptachse stehend, dieser leicht zugeneigt. Diese Neigung wird im Laufe der Embryonalentwicklung noch verstärkt, bis der Winkel zwischen Körperlängsachse und Schale am Ende der Embryonalperiode nur noch ca. 15—20° beträgt. — Der in der Längsausdehnung nur sehr wenig vergrösserte Schalensack ist nun auf seiner ganzen Oberfläche von einer massiven Mesodermschicht überdeckt. Im zentralen Mesodermbereich kann jedoch noch immer die Stelle des

endgültigen Porusverschlusses anhand der dort zwischen sekundärem Epithel und Epidermis ausgerichteten Mesodermzellen festgestellt werden. Im sekundären Drüsenepithel wird der Verlauf der Verschlussnarben sogar bis fast an den Rand der Anlage durch die wenigen grosskernigen, jeweils an der Nahtstelle auftretenden Zellen markiert. Über den distalen Abschnitten dieser Struktur zeigt die Epidermis lokale Verdickungen, die hohe, schlanke Zellen enthalten. Nach Form und topographischer Lage dieser verdickten Leisten handelt es sich dabei um die Anlage des Hoyle'schen Schlüpforgans (vgl. Fioroni, 1962). Obwohl dieses und die im sekundären Drüsenepithel sichtbaren Verschlussleisten nicht durch spezielle Anordnungen des interstitiellen Mesoderms miteinander in Verbindung gebracht werden können, scheint es doch, dass die Hoyle'schen Drüsenleisten in den Verwachsungsnähten des Schalenporus angelegt werden.

Dorsal- und ventralwärts der Verwachsungsstelle zeigt das sekundäre Schalendrüsenepithel sehr ausgeprägte Unterschiede. Im Medianschnitt ist die Länge des ventralen Epithelschenkels immer noch gleich wie im Zeitpunkt des Porusverschlusses. Vergleichsmessungen ergeben, dass er auch während der weiteren Entwicklung grössenmässig konstant bleibt. Seine kubischen Zellen messen ca. 9 μ in der Länge und 5 μ in der Höhe und besitzen fast ebenso grosse Zellkerne. Im Gegensatz dazu hat sich die dorsalwärts gelegene Partie gewaltig gestreckt. Die ca. $3{,}5 \times 10\,\mu$ messenden Zellkerne sind durch ein äusserst dünnes, gegen die Zellenden sich stark verjüngendes Plasmahäutchen verbunden. Dadurch erhalten die Zellen im Schnitt spindelförmige Gestalt. Zellgrenzen können im ganzen sekundären Drüsenepithel keine erkannt werden. Die angegebenen Zell-Längen wurden anhand der mittleren Kerndistanzen bestimmt. Im ganzen sekundären Epithel sind sporadisch noch Mitosen zu sehen; sie sind jedoch weit seltener als im primären.

Histologisch interessant sind die Übergangszonen zwischen sekundärem und primärem Epithel: Kurz vor dem Rand nehmen die Zellen des sekundären Epithels allmählich kubische Gestalt an, während ihre Kerne grösser und rundlicher werden. Schliesslich geht das sekundäre Drüsenepithel durch eine Drehung um 180° in das primäre über, wobei die seitlichen Zellwände radial ausgerichtet bleiben. Zugleich nimmt die Zellhöhe zu und die stets der Zellbasis anliegenden hochovalen Kerne vergrössern sich auf $12 \times 5\,\mu$. — Das immer noch hochzellige primäre Schalendrüsenepithel ist nun in seiner zentralen Partie dreireihig geworden (Fig. 5 *c*). Diese wird von einer zweireihigen Zone umgeben, an welche ganz zuäusserst ein einreihiger Gürtel anschliesst. Im mehrreihigen Bereich beträgt die Epitheldicke das Anderthalb- bis Zweifache der Dicke des einreihigen Randes. Da der Übergang von der Ein- zur Mehrreihigkeit ziemlich abrupt erfolgt, wird an diesen Stellen die Basalmembran nach unten ausgebuchtet. Die Epitheloberfläche verläuft dort ohne merkliche Veränderungen eben weiter, was

bedeutet, dass der Ausgleich der unterschiedlichen Epitheldicken von der Basalmembran allein übernommen wird. Am oberen Epithelrand treten auch hier zahlreiche Mitosen auf. Da sie im zentralen und dorsalwärts gerichteten Abschnitt häufiger als ventralwärts vorkommen, muss auf ein eher dorsal liegendes Wachstumszentrum geschlossen werden. Das ganze primäre Drüsenepithel ist von jeweils den Zellkernen aufsitzenden undeutlich abgegrenzten Vakuolen durchsetzt. Vereinzelt lassen sich im distalen Plasmabereich grössere kugelige Flüssigkeitsvakuolen erkennen, die mit einer schwach rot tingierenden homogenen Masse angefüllt sind. Die dunkler als das übrige Zellplasma angefärbte distalste Zellpartie (Mikrovillisaum) enthält fast durchwegs PAS-positive Sekrettropfen. Im Schalensacklumen erscheint nun erstmals — allerdings nicht über die ganze Schalensacklänge — ein zusammenhängendes Sekrethäutchen. In der PAS-Färbung besteht es aus perlschnurartig auf ein blass blauviolettes Band aufgereihten intensiv purpurroten Sekretpartikeln. Da diese später grösstenteils wieder verschwinden, ist es wahrscheinlich, dass sie der blass angefärbten Matrix einverleibt werden. Sowohl im Sekretmaterial als auch frei im Lumen finden sich hin und wieder pyknotische, teilweise von einem feinen Plasmamantel umgebene Zellkerne. Ihre Herkunft ist indessen ungewiss. Durch die Basalmembran und das Epithel penetrierende Zellen aus dem basalen Mesodermlager, wie sie APPELLÖF (1892) bei Adulttieren beschreibt, können keine beobachtet werden. — Sekretspuren finden sich auch auf der Oberfläche des sekundären Drüsenepithels; jedoch ist der Sekretionsvorgang hier viel schwächer als beim primären Epithel. Über die Sekretabgabe kann bei beiden Epithelien nichts Näheres ausgesagt werden, da sie mit grösster Wahrscheinlichkeit krinocytotisch im submikroskopischen Bereich erfolgt.

Auf Stadium XII zeichnet sich der Beginn eines wichtigen topographischen Differenzierungsprozesses ab. Die caudale Randpartie des vorher mehr oder weniger eben verlaufenden primären Drüsenepithels beginnt sich durch eine leichte Knickung am Übergang zwischen ein- und mehrreihiger Zone flossenwärts umzulegen (Abb. 6 *c*). Dadurch wird am caudalen Ende des Schalensacks eine breite Ansatzfläche für die palliale Muskulatur geschaffen. Wenig später — zwischen den Stadien XIV und XV — wird dort ein neuer Schalenteil, der Ventralfortsatz, abgeschieden. Der Schalensack enthält nun ein über das ganze Drüsenepithel ausgedehntes zusammenhängendes Schalenhäutchen. Beide an der Abscheidung beteiligten Epithelien sind im Begriff, einen weiteren Sekretschub zu leisten. Unmittelbar über ihren Zellen können zwei verschiedene Sekretformen unterschieden werden. Zwischen dichten, intensiv purpurroten Sekrettröpfchen erscheinen diffus angefärbte Häufchen einer fädig-schleimigen Masse. Während das primäre Epithel zentral die grösste Aktivität zeigt, liegt die Zone maximaler Sekretion beim sekundären gegen lateral. Die Zellen beider Epithelien, speziell aber die des primären, weisen ein rötlich verfärbtes Plasma und dunkelrote distale

Säume auf, wobei die in Intensität cephaler Richtung leicht abnimmt. Wie bei allen andern Geweben enthalten die Kerne der hohen, schlanken Epithelzellen mehrere traubig aneinanderhängende Nucleoli; jedoch scheint die Nucleolisowie auch die Chromatinmasse bei diesen Epithelzellkernen etwas grösser zu sein. Ein direkter Zusammenhang mit der stark erhöhten Sekretionsaktivität liesse sich aber nur mit autoradiographischen Versuchen nachweisen. Medial im caudalen Drittel des primären Epithels finden sich häufig kleine glattwandige Vakuolen, an deren Wände vereinzelt rötliche Partikel kleben. Da sie an Stellen hoher Sekretproduktion auftreten, liegt die Vermutung nahe, dass es sich um Ansammlungen von Betriebs- und Aufbaustoffen handelt, die durch pinocytotische Aufnahme gelöster Dottersubstanz aus den benachbarten Bluträumen entstanden sein könnten. Diese Strukturen sind jedoch nicht zu verwechseln mit den als Fixierungsartefacte zu wertenden riesigen „Vakuolen", die häufig bei Embryonen von Stadium XI und XII an den Zellbasen der gleichen Schalendrüsenregion vorkommen.

Im hochzelligen Epithel lassen sich noch immer ein- und mehrreihige Bereiche unterscheiden (Fig. 5 *d*), nur hat sich die dreireihige Fläche verkleinert und in eine caudal und in eine cephal vom Zentrum liegende Portion aufgespalten.

Figur 6 stellt eine Rekonstruktion der topographischen Verhältnisse auf Stadium XIII dar. Dorsal ist die Schalendrüse von einer lockeren Mesodermschicht überdeckt, in welcher nur noch median die Stelle des früheren Porusverschlusses durch eine Zellverdichtung und dorsoventrale Ausrichtung der Plasmafortsätze angedeutet ist (Abb. 6 *e*). Dieser letzte direkte Hinweis auf die Entstehung des Schalensacks ist nach Stadium XIII nicht mehr auffindbar. Caudal und cephal wird die Schalendrüse von einer dicken Schicht dichteren Mesoderms unterlagert, die im caudal vom Zentrum liegenden Viertel von einer einfachen Mesodermlage mit teils sehr weit auseinandergezogenen Zellen abgelöst wird. Unter dieser Zell-Lage schliessen ausgedehnte Bluträume an, in welchen — ähnlich wie von v. BOLETZKY (1968) bei Octopus beschrieben — eingestreut Mesodermzellen liegen. Der für die Abscheidung des Ventralfortsatzes prädestinierte, im Medianschnitt ca. 50 μ lange, Schalensackabschnitt ist nun gut ausgebildet. Seine Funktion wird eindrücklich durch den Ansatz der in Differenzierung begriffenen pallialen Muskulatur demonstriert.

Wie das Diagramm in Figur 7 zeigt, beginnt um Stadium XIII ein beschleunigtes Streckungswachstum. Im primären Drüsenepithel wird dieses von einer Reduktion der mehrreihigen Fläche begleitet (Fig. 5 *e*). Cephal und caudal ist lediglich noch je eine zweireihige Zone übrig geblieben, während das ganze restliche Epithel einreihig geworden ist. Zugleich haben die Epithelzellen eine leichte Abflachung erfahren, welche im cephalen Drittel am markantesten ist. Einzig zuäusserst am cephalen und lateralen Rand bleibt ein median etwa 50 μ breiter

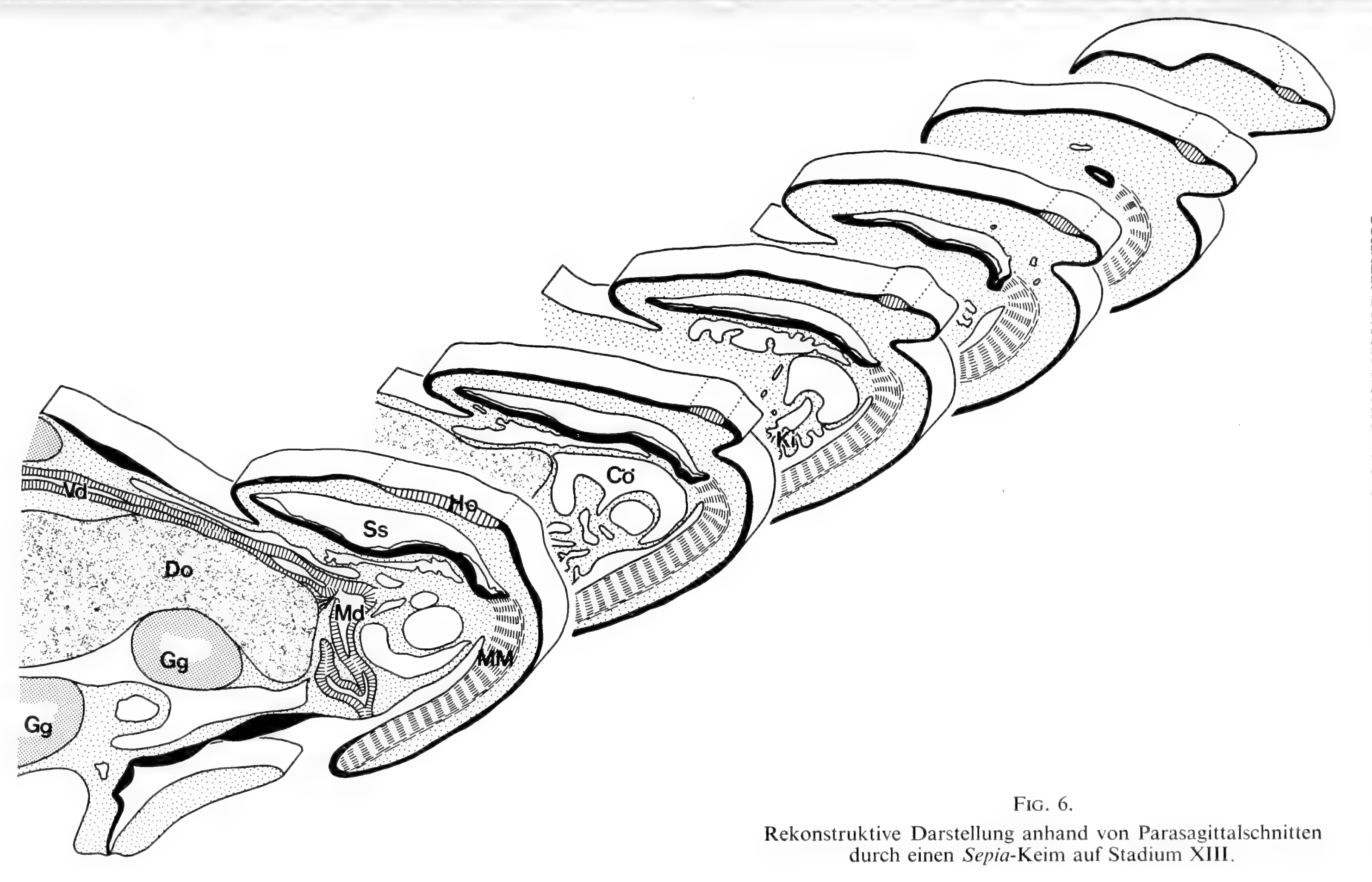


Fig. 6.
Rekonstruktive Darstellung anhand von Parasagittalschnitten durch einen *Sepia*-Keim auf Stadium XIII.

Gürtel von 15—16 μ hohen Zellen bestehen. Die Zellen der stärker abgeflachten Region und die des Ventralfortsatzepithels besitzen basale, nahezu kugelige Kerne. Während die länglich-ovalen Kerne des übrigen einreihigen Epithels an der Zellbasis liegen, sind sie in den zweireihigen Bereichen zum Teil sehr weit gegen die Zellmitte verlagert. An diesen Stellen ist die Zellbasis sehr hell und nur

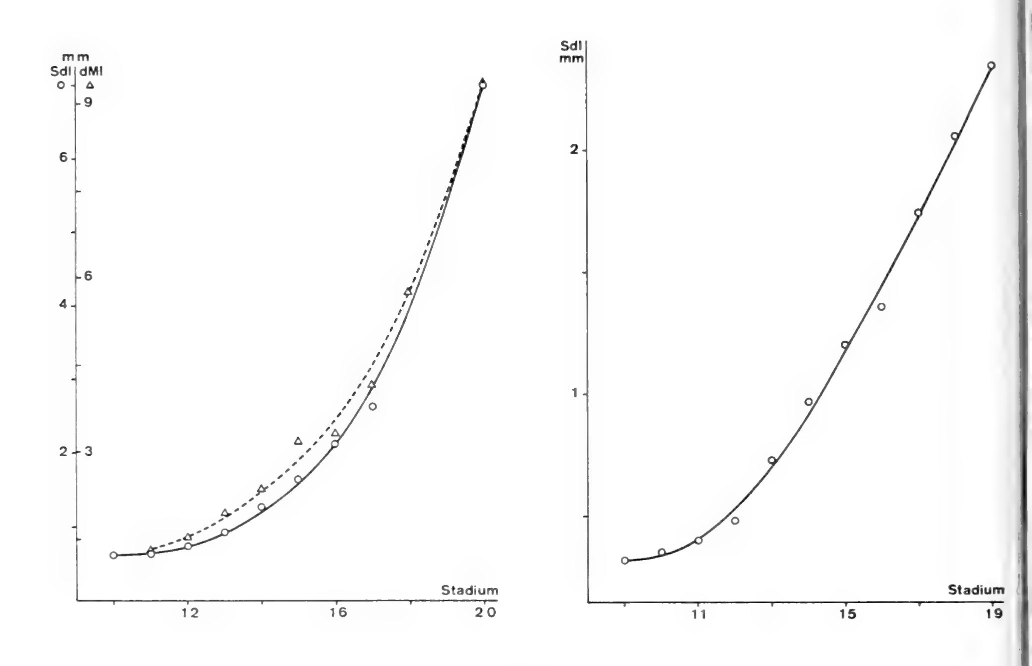


FIG. 7.

Embryonales Längenwachstum der Schalendrüse.
a : Sepia officinalis (Vergleich mit der dorsalen Mantellänge nach FIORONI, 1964);
b : Loligo vulgaris.

von wenigen groben Plasmafäden durchzogen. Häufig finden sich dort wie auf früheren Stadien basale Vakuolen. — Bezüglich der Sekretion hat sich nicht sehr viel verändert. Die schwächste Aktivität lässt sich im caudalen Drittel und in den Randabschnitten cephal und lateral feststellen, während das übrige Epithel mitunter sehr heftig sezerniert. Auch das sekundäre Drüsenepithel zeigt eine sekretorische Tätigkeit; diese ist jedoch erheblich schwächer als auf Stadium XII.

Der Schalensack hat sich auf Stadium XIV beträchtlich verlängert. Sein Ventralfortsatzteil lässt sich nun auf Querschitten als deutlich abgegrenzte Rinne rund um den ganzen cephalen Pol bis in die Nähe der Ansatzstelle des Flossensaumes verfolgen. Im Mesoderm dorsal und ventral der Schalendrüse, dieser

teilweise unmittelbar aufliegend, findet sich ein Netz von zahlreichen neugebildeten Blutgefässen verschiedener Grösse. — Der sekundäre Differenzierungsprozess hat nun eingesetzt und beginnt das gewebliche Bild zu verändern. Mit

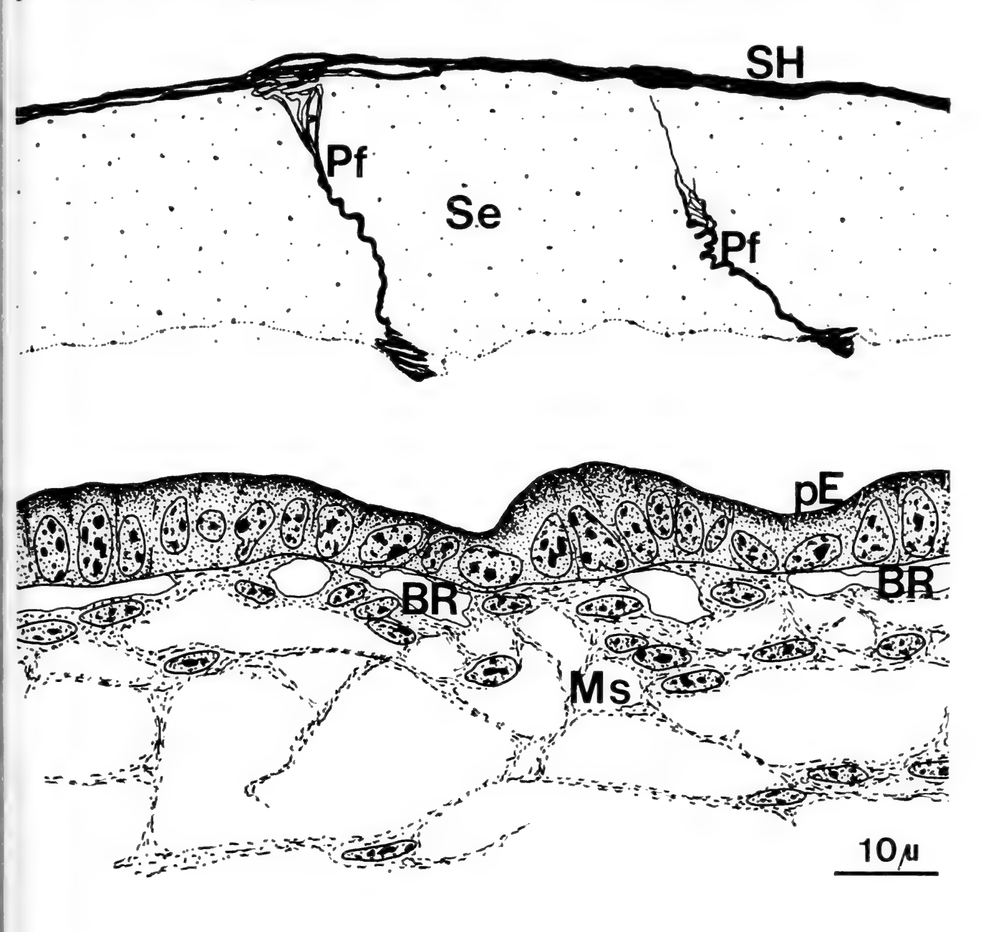


Fig. 8.

Sepia officinalis, Stadium XV.
Primäres Schalendrüsenepithel in der Phase der Pfeilerbildung.
Man beachte die charakteristische Epithelerniedrigung an den Stellen der in Bildung begriffenen Pfeiler.

Ausnahme eines schmalen Randstreifens, der von cephal her bis gegen das hintere Drittel des Schalensacks verläuft, flacht sich das primäre Drüsenepithel ab. Am deutlichsten ist dieser Abflachungsprozess in der Nähe der hochzelligen Randzone sichtbar, wo die Zellen, ähnlich wie caudal im Ventralfortsatzepithel, kubische Gestalt angenommen haben. Die grosse dazwischenliegende Mittelzone

— stellenweise noch zweireihig (Fig. 5*f*) — weist höhere, häufig schiefwinklig zur Basalmembran stehende Zellen mit oft deutlichem Mikrovillisaum und variabler Zellkernform und -lage auf. Das sekundäre Epithel besteht in seinem Ventralfortsatzanteil aus niedrigen, quaderförmigen Zellen mit breit-ovalen Kernen. Cephal davon schliessen sehr niedrige lange Zellen mit extrem flachen Kernen an, die eher den Eindruck von plattenförmigen Deckzellen als von Drüsenzellen erwecken. In der Nähe des cephalen und lateralen Randes nimmt das sekundäre

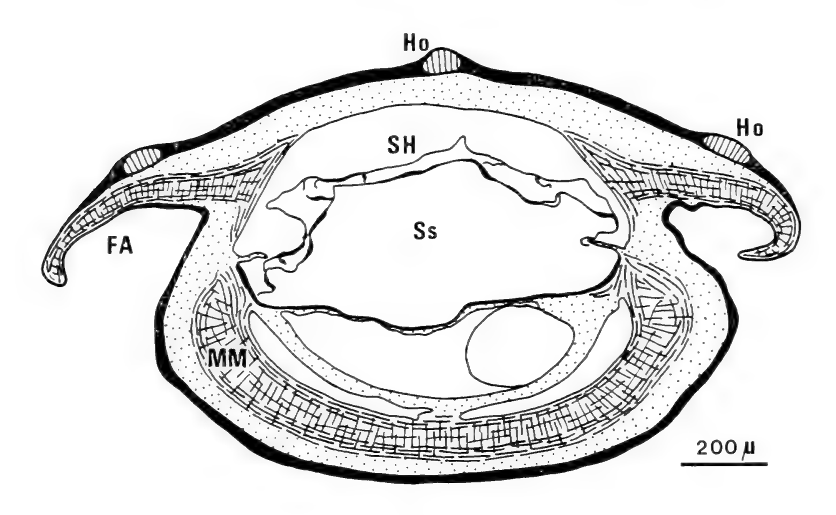


Fig. 9.

Sepia officinalis, Stadium XVI. Querschnitt im Gebiet des Ventralfortsatzes.
Die Mantelmuskulatur greift am Ventralfortsatzepithel an,
während die Flossenmuskulatur hier noch am sekundären Schalendrüsenepithel inseriert.

Epithel allmählich wieder quaderförmige Gestalt an, bevor es unvermittelt in den hochzelligen Randgürtel des primären Epithels umbiegt. Mitosen treten auf Stadium XIV in der ganzen Schalendrüse viel seltener auf als bisher. Es scheint, dass sich die Zellteilungsaktivität stark vermindert hat. Allerdings ist dieser Schluss nur bedingt richtig, da es denkbar wäre, dass die Mitosen plötzlich rascher als vorher ablaufen würden.

Bis jetzt wurde vom primären Schalendrüsenepithel nur die dorsale Platte des künftigen Schulps aufgebaut. Um Stadium XV beginnt nun die Abscheidung der ersten Pfeilerelemente. Dabei nimmt das inzwischen weiter abgeflachte, jetzt durchwegs einreihige Epithel der Mittelzone (bei Appellöf, 1892, „Wulstepithel") eine charakteristische Form an (Fig. 8), welche dem bei Appellöf beschriebenen Bild des pfeilerbildenden Wulstepithels im Adulttier entspricht. Die Zellen des durchschnittlich 11—12 µ dicken Epithels werden an den Orten der Pfeilerbildung bis auf die Hälfte ihrer ursprünglichen Höhe reduziert. Zugleich nimmt die Zell-

breite zu und die normalerweise hochovalen Zellkerne erhalten kugelige bis breit-ovale Gestalt. Da die Grössen stark variieren, können keine absoluten Masse angegeben werden. Auf der ganzen Oberfläche des Wulstepithels tritt der Mikrovillisaum meist sehr deutlich in Erscheinung.

Der Schalensack hat auf Stadium XVI eine beachtliche Grösse erreicht. Gegenüber Stadium XIII hat sich seine Längsausdehnung mehr als verdoppelt. Ventral wird er in der ganzen cephalen Hälfte nur noch durch eine sehr dünne Mesodermschicht vom gewaltig angewachsenen inneren Dottersack getrennt. Dieser läuft beidseitig der Mediane in zwei bis nahe an das caudale Ende vorstossende Säcke (Lobi posteriores) aus, die sich dem Schalensack ebenfalls nähern. Vermutlich ist der vom Dotter ausgeübte Druck für die auffällige Verdichtung des mesodermalen Gewebes verantwortlich, während das Schalendrüsengewebe davon unbeeinflusst scheint. Der dem Ventralfortsatz zugeordnete Schalensackteil wird nun durch einen ausgeprägten gratartigen Vorsprung gegen dorsal abgegrenzt (Fig. 9 und 10). Die so entstandene Rinne lässt sich um den ganzen hinteren Fünftel des Schalensacks verfolgen. Auf der gegen dorsal abgewinkelten Fläche des Ventralfortsatzepithels — also ventral am Schalensack — greift der hintere Teil der pallialen Muskulatur an, während die Flossenmuskeln dorsal inserieren. In cephaler Richtung, wo der Ventralfortsatz verschwindet, schiebt sich die Flossenmuskulatur über die nun ebenfalls am dorsalen Schalensackrand angreifende Mantelmuskulatur. An ihrer Stelle setzen am ventralen Rand die mächtigen Kopffuss- und Trichterretraktoren an. Im cephalen Drittel ist dann nur noch die dorsale Ansatzfläche der pallialen Muskulatur zu finden.

Das Wulstepithel, eben im Begriff, das erste Septum zu bilden, hat sich entsprechend verändert. Dabei treten ähnliche Zellformen auf, wie sie Appellöf (1892) für die Phase der Septumbildung beim Adulttier beschreibt. Von cephal bis caudal lassen sich folgende Zelltypen beobachten (vgl. dazu auch Fig. 10):

A. Am vorderen Ende fällt ein kräftiger Epithelstreifen mit ca. 16 μ hohen und 4—5 μ breiten Zellen auf. Die ca. 10 × 5 μ grossen Zellkerne zeigen ein sehr helles Karyoplasma mit dürftigem Chromatinnetz. Sie liegen durchwegs basal im gleichmässig hellen Cytoplasma. Häufig sind im Raum darüber farblose Vakuolen sichtbar. Apikal weisen die gut gegeneinander abgrenzbaren Zellen einen teilweise sehr schwachen Mikrovillisaum auf. Ein Vergleich dieses Zelltyps mit den Zellen des primären Epithels von Stadium XIII lässt eine auffällige Ähnlichkeit erkennen. Offenbar hat sich das Epithel im hochzelligen Randstreifen, der von Stadium XIV bis mindestens zum Schlüpfstadium persistiert, in seiner ursprünglichen Form erhalten. Appellöf (1892) schreibt dieser Zellform die Bildung der Rückenschildmittelplatte des Schulps zu.

B. An den Epithelstreifen vom Typ A schliesst eine sich allmählich abflachende Zone, die schliesslich in langgestreckte, niedrige Zellen von 3—4 μ Höhe und ca. 12 μ Länge übergeht. Das Zellplasma und die 8—10 μ langen Kerne

erscheinen dichter und kräftiger angefärbt. Mikrovilli lassen die nicht gegeneinander abgrenzbaren Zellen keine erkennen. Als Funktion wird bei diesem Typ beim erwähnten Autor die Abscheidung der Innenplatte des Rückenschildes angegeben.

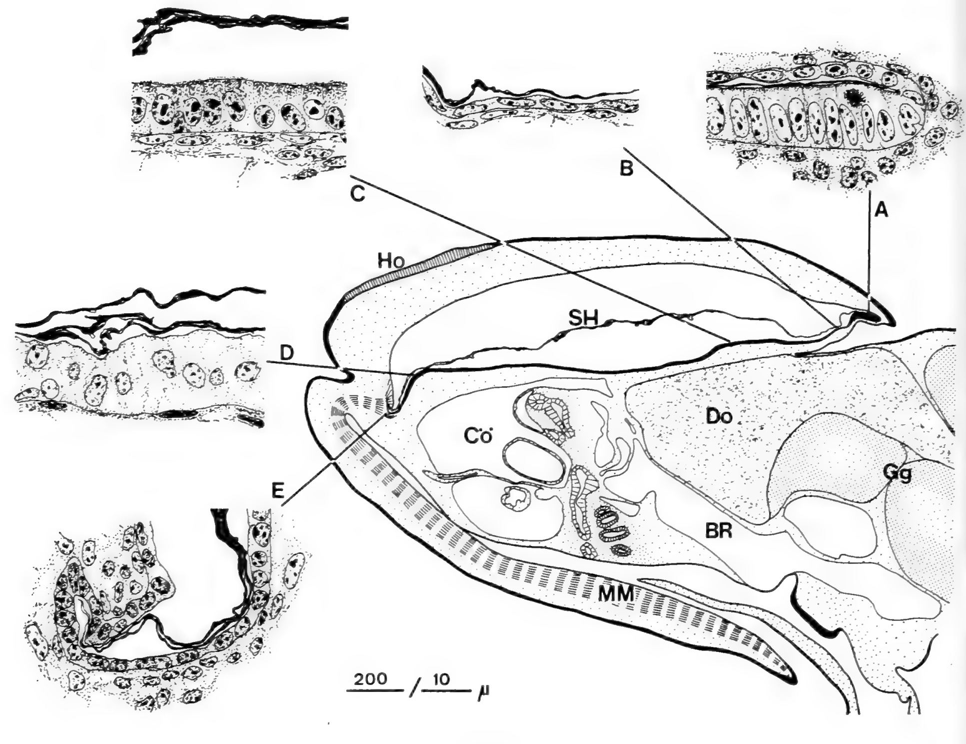


Fig. 10.

Sepia officinalis, Stadium XVI.
Sagittalschnitt mit Detailansichten der differenzierten Epithelzonen.
(Erläuterungen im Text).

C. Die dritte Zellsorte findet sich im Wulstteil des primären Drüsenepithels. Die Höhe der häufig leicht schräg stehenden Zellen nimmt in caudaler Richtung von 11 auf 8 μ ab, während die in ihrer Grösse variierenden Zellkerne von hoch-ovaler zu kugeliger Form wechseln. Sie liegen vorwiegend in der basalen Zellpartie. Kerne und Plasma färben sich ziemlich kräftig an, wobei caudalwärts eine schwache Intensitätszunahme feststellbar ist. Apikal zeigen die Zellen ein dunkleres Plasmaband, welches von einem mehr oder weniger deutlichen Mikrovillisaum überlagert wird. Die Zellgrenzen sind nur schlecht sichtbar. Dieser Epithelabschnitt ist für die Sekretion des Septums verantwortlich. Bei der Pfeilerbildung nimmt er jeweils das bei Stadium XV beschriebene Aussehen an.

Er ist somit periodisch sowohl einem Funktions- als auch einem Formwechsel unterworfen.

D. Der kurz vor dem caudalen Ende befindliche Epithelabschnitt besteht aus einem von Vakuolen durchsetzten, höheren Epithelstück mit blasigen Zellen ohne sichtbare Zellgrenzen. Die in Form und Grösse unterschiedlichen Kerne färben sich zum Teil nur schwach an. Diese Befunde stützen die APPELLÖF'sche Vermutung, dass es sich um eine gewebliche Transformation in eine Art Bindegewebe handelt. Nach dem erwähnten Autor soll dieser Epithelabschnitt bei der adulten Sepia stets unter dem Siphonalteil des Schulps zu finden sein, wo ja kein Schalenmaterial mehr sezerniert wird. Die Lage der Zellen vom Typ D im embryonalen Schalenepithel bestätigt diese Interpretation.

E. Ganz am hinteren Schalensackrand geht das primäre Drüsenepithel in die 5—6 μ hohen kubischen Zellen des Ventralfortsatzepithels über. Diese Zellen erreichen im caudalsten Punkt ihre grösste Höhe. Die kugeligen bis breit-ovalen Zellkerne sind heller als diejenigen des Wulstepithels. Sie füllen die Zellen nahezu aus, sind jedoch nicht von einheitlicher Grösse. Wie bereits weiter oben erwähnt, wird von diesem Epithelabschnitt der Ventralfortsatz gebildet.

Das sekundäre Epithel besteht grösstenteils aus flachen, plattenartigen Zellen mit langgestreckten Kernen, wobei die zentral gelegenen Zellen die grösste Ausdehnung haben. Das Cytoplasma hebt sich bei der Färbung mit Benzopurpurin durch einen dunkleren rötlichen Ton klar vom Bindegewebe ab. Die Kerne erscheinen in der Hämatoxylinfärbung sehr oft fast homogen blau-violett, ohne dass Chromatingerüst oder Nucleoli hervortreten. An der Spitze des ins Schalensacklumen hineinragenden dorsalen Grates der Ventralfortsatzrinne finden sich einige wenige grössere kubische Zellen, die denen des primären Fortsatzepithels ähnlich sehen. Ganz am vorderen Schalensackrand, kurz vor dem Übergang ins primäre Drüsenepithel, verdickt sich das sekundäre Epithel. Es enthält dort wenige 5 μ hohe kubische Zellen mit ca. 4 μ dicken kugeligen Kernen. Mit ihrem sehr hellen Kern- und Zellplasma gleichen sie auffällig den Zellen des hohen primären Randepithels.

Die Sekretion zeigt keine Besonderheiten. Erwähnenswert ist lediglich die meist heftige Sekretionstätigkeit der Spitzenzellen im Ventralfortsatzgrat. Ob dies in näherem Zusammenhang mit dem Aufbau des Rostrums steht, kann allein durch die Analyse der Embryonalstadien nicht geklärt werden. Meist zeigen sich im Gewebe unmittelbar unter der Schalendrüse grössere PAS-positive Partikel. Es könnte sich eventuell um Dottersubstanz handeln, die den sezernierenden Zellen zugeführt wird.

Die folgenden Stadien bis zum Schlüpfmoment bringen im Gewebe des Schalendrüsenkomplexes keine entscheidenden Veränderungen mehr. Im Wesentlichen erfolgt ein sehr starkes Längenwachstum des Schalensacks und eine unbedeutende Reduktion der Zellhöhen im primären Drüsenepithel. Im Wulst-

epithel tritt, je nachdem, ob ein Septum oder eine Pfeilerschicht gebildet wird, das eine oder andere der beiden oben beschriebenen Zellbilder auf. Spezielle Epithelstrukturen für die Bildung von Rostrum- und Gabelteil des Schulps können während der Embryogenese nicht — oder zumindest nicht mit genügender Sicherheit unterschieden werden.

5.6. **Diskussion der Ergebnisse**

Die invaginierte Epithelfläche bleibt ausdehnungsmässig während des ganzen Schalensack-Verschlussprozesses praktisch konstant und beginnt sich erst nach vollzogenem Porusverschluss zu vergrössern. Dieses Verhalten gestattet, die vom Mantelgewebe zu überwachsende Fläche relativ klein zu halten, was einen raschen Verschlussvorgang ermöglicht. Dies wiederum gewährleistet ein frühes Einsetzen der Sekretionstätigkeit des Schalensackepithels. Auf diese Weise wird eine rechtzeitige Funktionsbereitschaft des Schulps als Verstärkungselement, Muskelwiderlager und schlussendlich Auftriebsregulator garantiert.

Bei der Beschreibung des Verschlussvorganges wurde wiederholt darauf hingewiesen, dass die Überwachsung des eingesenkten Epithelstücks vorwiegend von einem buccalwärts vom Porus liegenden Wachstumszentrum ausgeht. Diese Tatsache findet auch noch nach dem Verwachsen der Porusränder ihre Bestätigung, indem der vom früheren Porus caudalwärts gelegene Abschnitt des sekundären Drüsenepithels sich nicht mehr vergrössert und im primären Epithel in buccaler Richtung pro Flächeneinheit eine grössere Menge mitotisierender Zellen zu finden ist als im caudalen Randgebiet. Dadurch wird die Schalendrüse und damit der Schulp allmählich von der caudalen auf die dorsale Körperpartie verlagert, wobei sich während der Embryonalperiode der Winkel zwischen primärer Epithelfläche und Körperhauptachse von ca. 90° auf 15—20° verkleinert. Dadurch erreicht der Schulp die für seine auftriebsregulatorische Funktion (Denton and Gilpin-Brown, 1961; Denton et al., 1961) zweckmässige Position.

Der recht komplizierte Bau des Schulps spiegelt sich in der komplexen Ausbildung des Schalendrüsenepithels wider; dabei kommt die Relation zwischen dem histologischen Bau des Epithels und seiner spezifischen Funktion bei der Schalenbildung einwandfrei zum Ausdruck: Solange vom primären Epithel unverkalktes Material sezerniert wird (bis ca. Stadium XIII) besteht es aus hohen, prismatischen Zellen. In diesem Zeitraum wird die Mittelplatte des Schulps aufgebaut. Danach — um Stadium XIV — reduziert sich die Zellhöhe im Bereich des künftigen Wulstepithels, und es kommt zur Anlagerung von verkalktem Material an das Schalenhäutchen. Diese Phase entspricht der Bildung der Innenplatte. Ab Stadium XV lässt sich deutlich das für die Pfeiler- und Septumsekretion verantwortliche Wulstepithel und die cephal und lateral anschliessende Zone des sehr niedrigen Epithels für die Bildung des Innenplatten-Vorderrandes vom hoch-

zelligen Randgürtel abgrenzen. Von diesem die ursprüngliche Zellhöhe beibehaltenden Epithelteil wird der unverkalkte Randstreifen des Schulps, also der vorwachsende Abschnitt der Mittelplatte, gebildet. Da auch das Ventralfortsatzepithel, kurz bevor der Fortsatz verkalkt, kubische Form annimmt, liegt der Schluss nahe, dass die Epithelgestalt mit der Art des abgegebenen Sekrets zusammenhängt; d. h. dass überall dort, wo hochprismatische Zellen vorliegen, unverkalktes und dort, wo kubische Zellen vorkommen, kalkhaltiges Material abgeschieden wird.

Die beim primären Drüsenepithel im Laufe der Entwicklung auftretende Mehrreihigkeit, die Zellabflachung und das Wachstum des Schalensacks sind eng miteinander verknüpft: Zwischen den Stadien IX und XIII zeigt sich im primären Epithel eine grosse Zellteilungsaktivität. Da sich aber die Grösse des Schalensacks bis zum Porusverschluss auf Stadium X-XI nicht verändert, ergeben sich bezüglich der sich vergrössernden Zellmasse Platzprobleme. Es ist leicht einzusehen, dass eine Bewältigung des neugebildeten Zellmaterials unter den gegebenen Umständen nur durch ein Ausweichen in die dritte Dimension, d. h. durch Bildung von mehrreihigen Zonen, möglich ist. Nach Beginn der Vergrösserung der dorsalen Mantellänge (Fioroni, 1964) setzt fast schlagartig auf Stadium XII das Schalensackwachstum ein (Fig. 7). Dies gestattet dem Epithel, sich jetzt über eine grössere Fläche auszubreiten. Dadurch kann sich die Zahl der Zellreihen allmählich verringern und die mehrreihige Fläche reduzieren (vgl. Fig. 5). Am Ende des Stadiums XIV, wo die Wachstumskurve steil ansteigt, ist das Epithel einreihig geworden. Zugleich bewirkt das intensive Streckungswachstum einerseits eine Reduktion der Zellhöhe und anderseits eine Zellverbreiterung. Durch Zusammenwirken der verschiedenen Faktoren entsteht so das typische Wulstepithel.

6. LOLIGO VULGARIS

6.1. **Allgemeines**

Mit Ausnahme der relativ zur Ausdehnung der Mantelanlage deutlich geringeren Porusweite weicht die äusserlich erkennbare Bildung des Schalensacks bei *Loligo* nur unwesentlich von den Verhältnissen, wie sie bei *Sepia* zu finden sind, ab. Daher kann hier auf eine detaillierte Beschreibung verzichtet werden.

6.2. **Frühentwicklung**

Auf Stadium IV besteht die der Dotterkugel aufliegende Embryokalotte aus zwei Zellschichten: einer ektodermalen und darunter, mit dem Dotterepithel in direktem Kontakt, einer entomesodermalen. Eine Ausnahme bildet die einschich-

tige, kreisförmige Zentrallücke (NAEF, 1928), wo die Ektodermschicht unmittelbar das Dotterepithel berührt. Während die normalen Ektodermzellen eher flach sind und länglich-ovale Kerne besitzen, sind die Zellen der Zentrallücke höher und von kubischer Gestalt und besitzen grosse kugelige bis leicht ovale Zellkerne mit meist zwei grossen Nucleoli. Ihr Zytoplasma ist homogen fein gekörnt und nimmt in der Hämalaunfärbung einen blass grau-blauen Ton an, während es im übrigen Gewebe sehr viel intensiver gefärbt erscheint. Vereinzelt lassen sich im Zentrallückengewebe Mitosen beobachten, wobei die Teilungsebene stets senkrecht zum Epithelverlauf steht (vgl. dazu Abb. 7 *a*). — Dieser Zustand persistiert bis zum Entwicklungsstadium VI.

6.3. Morphogenese des Schalensacks

Mit dem Erreichen von Stadium VII beginnt die Schalendrüsenentwicklung durch Aufwölbung der Ränder der ausgezeichneten Ektodermpartie im Zentrum der Mantelanlage (Abb. 7 *b*). Die sich einsenkende Epithelfläche ist annähernd kreisrund und misst ca. 260 µ im Durchmesser. Unter das sich leicht konvex über den Dotter aufwölbende Schalendrüsenepithel hat sich zwischen den Stadien VI und VII mesodermales Zellmaterial eingeschoben. Ganz aussen, unter den sich auffaltenden Schalendrüsenrändern finden sich zwei, unter dem übrigen Drüsenepithel eine Lage sehr lockeres Mesoderm; die Bildung von Blutspalträumen am Ort des späteren Sinus posterior setzt schon auf dieser recht frühen Entwicklungsstufe ein (vgl. pag. 200). Im Vergleich mit dem übrigen Embryo lässt sich unmittelbar unter der Schalendrüsenregion eine Konzentration von grossen Dotterepithelkernen mit grossen Nucleoli feststellen, wobei der plasmatische Anteil des Dotterepithels in der Nähe dieser Kerne bisweilen bedeutend ist. Es scheint dies ein Hinweis auf die Induktionstheorie von ARNOLD (1965) zu sein.

Die auf einer dünnen Basalmembran stehenden schlanken Zellen des künftigen primären Schalendrüsenepithels zeigen eine besondere Anordnung. Im Zentrum der Anlage stehen sie aufrecht und erreichen mit 24 µ die grösste Höhe. Gegen die Randzone zu weisen sie eine stetig zunehmende Neigung in Richtung Porusmitte auf — im Extremfall bis zu 35° —, während gleichzeitig ihre effektive Zellhöhe auf 13 µ abnimmt. Im Vergleich dazu beträgt die Höhe der aus kubischen Zellen bestehenden Epidermis 9—10 µ. Allgemein färbt das Schalendrüsengewebe sich schwächer als die Umgebung an, wobei sich die Zellen mit dem hellsten Plasma im Drüsenzentrum finden. Häufig treten dort auf der Zelloberfläche plasmatische Protuberanzen auf; zudem zeigt das Epithel in dieser Region eine starke Vakuolisierung. Die wie im übrigen Embryonalgewebe polynucleolären Zellkerne liegen meist basal und messen in der Randzone durchschnittlich 11,5 × 4,5 µ. Da sie im Anlagezentrum sehr variable Gestalt annehmen, ist dort eine Grössenangabe unmöglich. Beim Vergleich der Kern-Plasma-Relation

fällt auf, dass die Zellen des Schalendrüsenepithels einen relativ grossen Cytoplasmaanteil besitzen, während die Kerne der Epidermis nahezu die Zelldimensionen ausfüllen. Vermutlich besteht hier ein Zusammenhang mit der in den folgenden Stadien zu erwartenden intensiven Sekretionsleistung der Drüsenzellen. Im ganzen Schalendrüsenepithel können gegen das Lumen verlagerte mitotisierende Zellen beobachtet werden. Sie treten jedoch nicht mit gleicher Häufigkeit wie in den vergleichbaren Stadien von *Sepia* auf.

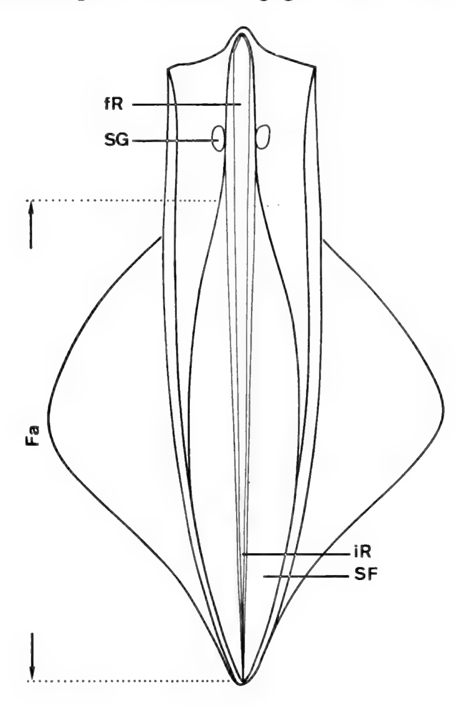


Fig. 11.

Gladius eines adulten *Loligo vulgaris*.
Nach Naef (1921) verändert.

Stadium VIII. Die Invagination und Überwachsung des Drüsenepithels ist weiter fortgeschritten. Die Porusöffnung, von breit abgerundeten Umschlagrändern begrenzt, erstreckt sich aber noch immer über den grössten Teil des Schalensacks. Im ventralwärts gerichteten Abschnitt, wo das primäre Schalendrüsenepithel die geringste Höhe aufweist, ist es von teilweise riesigen vakuolösen Räumen an der Epithelbasis durchsetzt, welche jedoch Artefacte sein könnten.

Der stärker verengte Porus auf Stadium IX (Abb. 7 *c* und *d*) lässt nun nur noch annähernd den vierten Teil der gesamten Drüsenfläche frei. Das Poruszentrum liegt wie bei *Sepia* über der analseitigen Hälfte des Schalenepithels; bei *Loligo* erfolgt damit ebenfalls die Überwachsung vorwiegend aus dorsaler Rich-

tung. Entgegen dem Befund bei *Sepia* gibt es hier keine eindeutigen Anhaltspunkte über den Porus-Verschlussmechanismus: An den Porusrändern können keine migrierenden Zellen, wohl aber eine rauhe, unregelmässige Gewebeoberfläche, beobachtet werden. Hingegen findet sich eine auffällige Konzentration von Mitosezellen im Ektoderm der Porusränder und ihrer unmittelbaren Umgebung vor. Es darf daraus geschlossen werden, dass das Zusammenwachsen der Schalensackdecke vornehmlich auf Zellvermehrung rund um ihre Öffnung beruht. Im Mesoderm unter dem Schalensack beginnen sich zum Teil recht grosse Spalträume, welche oft über einen fein granulären Inhalt verfügen, abzuzeichnen. Wie bei *Octopus* (v. BOLETZKY, 1968) und *Sepia* ist dies als Beginn der Bildung des Sinus posterior zu werten. Meist zeigt sich im Dotter unter diesem Mesodermbereich ein grösserer Bezirk besonders feiner Dotterschollen.

Die Höhe des primären Schalendrüsenepithels hat sich gegenüber dem vorangegangenen Stadium charakteristisch verändert. Während nun die grössten Zellen in der dorsalen Epithelhälfte zu finden sind — maximal 30—40 μ, im Zentrum und im Randgebiet der Anlage ca. 20 μ hoch — nimmt die Epithelhöhe gegen die ventrale Randpartie rapid auf 4—6 μ ab. Wir können somit schon auf diesem Stadium zwei Epithelbezirke, die später für die Ausgestaltung der verschiedenen Gladiusteile verantwortlich sind, unterscheiden: ventralwärts niedriges Epithel für die Bildung des Fahnenteils und dorsalwärts hochzelliges für die Bildung der freien Rhachis (vgl. dazu Abb. 7 *e*). Der ganze zentrale und niedrigzellige Epithelabschnitt ist sehr ausgeprägt vakuolisiert. Oft enthalten die Vakuolen eine in den verschiedenen angewandten histologischen Färbungen dotterähnlich tingierende fein granulierte Substanz (Abb. 7 *d*). Die Kerne dieser Zellen sind meist sehr unregelmässig geformt und umfassen oft halbmondförmig einen Teil der Vakuolen. — Mit der Höhe des primären Epithels variiert auch die Grösse seiner hoch-ovalen Kerne. Im hochzelligen Bereich messen sie ca. 11,5 × 5 μ, am ventralen Epithelrand nur noch ca. 9 × 4 μ.

Das sekundäre Schalendrüsenepithel besteht aus niedrigen, langgestreckten Zellen mit breit-ovalen Kernen. Seine Dicke beträgt durchschnittlich 8 μ. Dorsal- und lateralwärts ist gegen den Porus zu eine Abnahme der Epitheldicke auf ca. 6,5 μ zu beobachten. Offenbar ist in diesen Gebieten das Streckungswachstum am grössten, was bestätigt, dass das Gegeneinanderwachsen der Porusränder zur Hauptsache aus dorsaler und lateraler Richtung erfolgt.

Auf Stadium X hat sich die Mantelanlage auch dorsal deutlich vom Embryo abgehoben. Der Schalendrüsenporus liegt ziemlich genau über der Grenze zwischen ventralem und mittlerem Drittel des primären Epithels und ist meist noch nicht vollständig geschlossen. Lediglich bei zwei der untersuchten Exemplare, welche äusserlich dem Stadium X zugeordnet werden müssen, ist der Verschluss bereits erfolgt. Der Schalensack verschliesst sich somit auch bei *Loligo* zwischen den Stadien X und XI. Die immer noch rechtwinklig zur Längsachse des Embryos

stehende Schalendrüse hat noch Kreisform und zeigt ungefähr dieselben Ausmasse wie auf dem vorangehenden Stadium. Dies bedeutet, dass das Grössen-, insbesondere das dorsoventrale Längenwachstum, noch nicht eingesetzt hat. Unter dem Drüsenepithel breitet sich eine relativ dünne Schicht reticulären Mesodermgewebes, welches von grossen Spalträumen durchsetzt ist, aus.

Während das Gewebe des Schalensacks allgemein viel heller als die Epidermis erscheint, weisen die Zellen des primären Schalendrüsenepithels distal ein dunkleres Band auf. Elektronenmikroskopische Untersuchungen müssten zeigen, ob es sich dabei um einen Mikrovillisaum handelt. — Der Übergang vom primären zum sekundären Schalendrüsenepithel vollzieht sich ähnlich wie bei *Sepia* durch Umbiegen des Epithels, wobei die Zellachsenverlängerungen Radien des Kreisbogens entsprechen. Gleichzeitig ist eine sehr markante Verminderung der Zellhöhe festzustellen. Aus dem hohen, schlanken Zylinderepithel wird nach dem Umschlagsgebiet ein kubisches mit kugeligen bis breit-ovalen Zellkernen von $6 \times 6{,}5\,\mu$ bis $5 \times 10\,\mu$, welche die Zellen fast vollständig ausfüllen. Im dorsalen, durch starkes Streckungswachstum gekennzeichneten Abschnitt werden diese Formen allerdings schon wenige Zellbreiten nach dem Umbiegen durch sehr langgestreckte, flache Zellen mit lang-ovalen Kernen von $4 \times 12\,\mu$ abgelöst. An den Porusrändern findet sich ein scharfer Übergang vom flachen sekundären Epithel in die hochprismatischen Epidermiszellen. Vor allem im dorsalen Randabschnitt entsteht durch Schräglage der Zellen der Eindruck, als wären die Zellen des sekundären Epithels durch eine „Drehung um 90°“ aus den Epidermiszellen hervorgegangen.

Stadium XI bringt einige entscheidende Veränderungen mit sich. Nachdem sich der Schalensack nun vollständig geschlossen hat, beginnt er sich zu vergrössern. Während seine Breite nur um ca. 12% zunahm, erfuhr seine dorsoventrale Länge eine Zunahme von fast 35%. Figur 12 zeigt, dass dabei der Hauptanteil auf das in dorsaler Richtung auswachsende Bildungsgewebe der freien Rhachis entfällt. Die cephale Spitze hat dabei annähernd die Anlage der Stellarganglien erreicht. Durch den extremen Wachstumsschub der mundseitigen Schalendrüsen- und damit auch der zugehörigen Mantelpartie hat sich der Winkel zwischen Schalensack und Körperhauptachse auf ca. 60° verringert. Es ergibt sich somit parallel zum einsetzenden Längenwachstum eine charakteristische Lageveränderung der Schalendrüse. — Zwischen Epidermis und sekundärem Drüsenepithel finden sich 2—3 Lagen sehr lockeren Mesoderms. Unter dem medianen Schenkel des Hoyle'schen Organs, welches topographisch der Porusverschlussnaht entspricht, wird allerdings die Hauptmasse des mesodermalen Gewebes bis auf eine einzige Zell-Lage durch die sehr hohen, schlanken Hoyle'schen Drüsenzellen verdrängt.

Das primäre Schalendrüsenepithel besteht im dorsalen Drittel aus einem hochprismatischen Epithel von ca. $18\,\mu$ Höhe. Ventralwärts geht es allmählich

in ein kubisches von 5—6 μ Höhe über. Die Zellkerne liegen meist basal und messen im hochzelligen Bereich ca. 10,5 × 5 μ. Das übrige Primärepithel enthält Kerne von sehr unterschiedlicher Gestalt und Grösse. — Das sekundäre Schalendrüsenepithel hat den Aspekt eines flachen Plattenepithels angenommen. Mit ca. 3 μ ist es ventralwärts vom Porus am höchsten. Im dorsalen Abschnitt, nament-

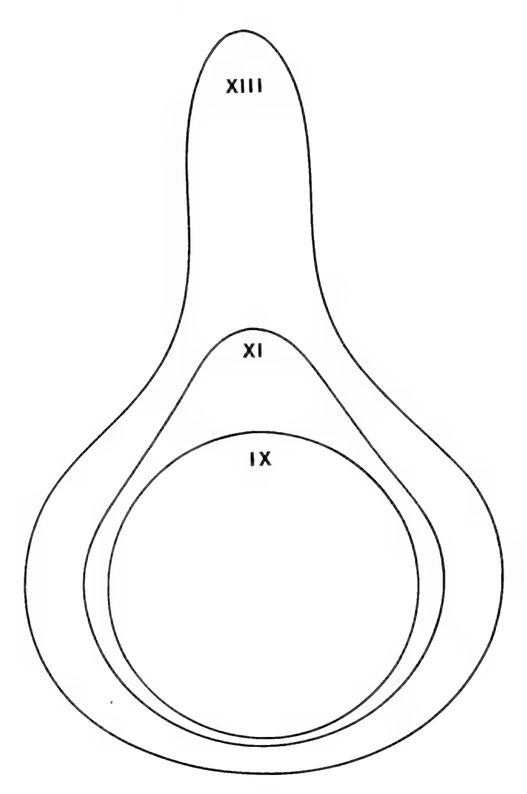


Fig. 12.

Konzentrische Flächenprojektion der Schalendrüse von *Loligo vulgaris* auf den Stadien IX, XI und XIII. Man beachte das gesteigerte Längenwachstum der cephalen Partie.

lich in unmittelbarer Nähe des früheren Porus, besteht es nur noch aus einem dünnen Plasmahäutchen mit sehr weit auseinander liegenden, äusserst flachen Kernen von weniger als 3 μ Dicke. An der Porusverwachsungsstelle, die von wenigen grösseren kubischen Zellen mit kugeligen Kernen markiert wird, stehen sekundäres Drüsenepithel und Epidermis noch ohne Vermittlung von Mesoderm in direktem Kontakt. — Die Mitosehäufigkeit im Schalensackgewebe ist nicht besonders gross. Zellteilungsfiguren finden sich vor allem im hochzelligen primären und dem darüber liegenden sekundären Epithel, was bedeutet, dass das

Auswachsen der Rhachistasche vor allem auf Zellvermehrung und nicht so sehr auf Streckungswachstum beruht. — Im ganzen Schalensack können noch keine Spuren einer Sekretionstätigkeit beobachtet werden.

Auf Stadium XII erreicht die cephale Kante der Schalendrüse nahezu den dorsalen Mantelrand. Im auf Schnitten artificiell grossen Schalensacklumen lässt sich ein dünnes, zartes Häutchen beobachten. Die Sekretionsaktivität hat damit eingesetzt. Fast unter dem ganzen Schalensack breitet sich nun der Sinus posterior aus. Lediglich cephal unter dem hochzelligen Epitheldrittel schliesst ein lockeres Mesodermlager an. Im Gegensatz zu *Sepia*, wo stets zwischen dem Sinus posterior und dem primären Drüsenepithel eine dünne Mesodermschicht verläuft, fehlt diese bei *Loligo* grösstenteils.

Im primären Schalendrüsenepithel lassen sich bereits die verschiedenen Bildungszonen der Gladiushauptteile unterscheiden:

A. Vom cephalen Ende zieht sich ein ca. 150 μ langer und 120—130 μ breiter Epithelstreifen mit median 20—22 μ hohen, schlanken Zellen in caudaler Richtung. Die ca. 14,5 × 5 μ grossen hoch-ovalen Zellkerne liegen in der basalen Zellhälfte. Es handelt sich hier um das Bildungsgewebe der freien Rhachis. Das sekundäre Schalendrüsenepithel über der Region A verdient besondere Beachtung, besteht es doch nicht wie im übrigen Schalensack aus flachkernigen Plattenzellen, sondern aus quaderförmigen Zellen von ca. 6 μ Höhe, welche kugelige Kerne besitzen.

B. Daran schliesst eine Übergangszone an, die unter dem cephalen Ende des medianen Schenkels vom Hoyle'schen Organ liegt.

C. Caudal davon breitet sich ein 230—250 μ langer Epithelabschnitt aus, welcher im medianen Drittel aus den mit 5—6 μ niedrigsten Zellen mit relativ kleinen kugeligen bis ovoiden Kernen besteht. Oft enthält diese Epithelpartie noch grössere vakuolöse Gebilde mit ausgefälltem granulärem Inhalt. In jenen Zellen sind die Kerne meist stark gegen die Basis verlagert. Lateral dieses Mittelstreifens nehmen die Zellen und Kerne etwas an Grösse zu. Zugleich wirkt das Epithel dort heller als median. — Dieser ganze Epithelbereich C ist für die Sekretion des Fahnenteils, d. h. der inneren Rhachis und der Seitenflügelplatten verantwortlich.

D. Längs des caudalen Randes fällt ein ca. 40 μ breiter, distal gegen ventral umgeschlagener Epithelstreifen mit leicht höheren (8—10 μ) Zellen und hoch-ovalen Zellkernen auf. Deutlich ist auf Sagittalschnitten an dieser Stelle der Ansatz der ventralen Mantelmuskulatur zu erkennen. Bei der Betrachtung dieser typischen Muskelinsertion drängt sich unwillkürlich der Vergleich mit dem Ventralfortsatz von *Sepia* auf. Der von diesem Schalensackteil gebildete Gladiusabschnitt ist als Conusteil zu bezeichnen (vgl. weiter unten).

Wie das Schema in Figur 12 zeigt, ist auf Stadium XIII die Rhachistasche noch weiter gegen cephal ausgewachsen. Im Lumen dieses schwach konvex gewölbten Schalensackteils ist bereits ein massives Schalenhäutchen zu erkennen. Auch der ganze Fahnenteil des Schalensacks hat sich merklich verlängert und verbreitert. Am lateralen Rand des primären Epithels finden sich dort Zellen von ähnlichem Aussehen wie im Epithel der Rhachistasche. Die mediane Partie enthält noch stärker gestreckte, niedrigere Zellen als auf Stadium XII. Sowohl Cytoplasma als auch Kerne färben sich dort dunkler an als im übrigen primären Drüsenepithel. Während der Fahnenteil median ein noch schwach ausgebildetes Sekrethäutchen besitzt, zeigt sich gegen lateral eine kräftigere Lamelle. — Das sekundäre Schalendrüsenepithel besteht aus sehr niedrigen, flach ausgezogenen Zellen mit flachen, scheibenförmigen Kernen. Lediglich im Randgebiet über dem hochzelligen Bereich des primären Epithels und in der Rhachistasche ist es kräftiger entwickelt. Seine Dicke beträgt dort ca. 3—3,5 μ. Cytoplasma und Kerne sind in diesem Abschnitt aussergewöhnlich schwach angefärbt.

Auf Stadium XV beträgt die Totallänge der Schalendrüse 1200 μ. Davon entfallen auf den Fahnenteil ca. 750 μ, der Rest auf die freie Rhachis. Im Querschnitt zeigt die Rhachistasche an ihrem cephalen Ende eine schwach konvexe Wölbung, die in caudaler Richtung rasch zunimmt, so dass sie sehr bald enger ist als die Rundung des Mantels. Im caudalwärts anschliessenden Fahnenteil schwächt sich die Wölbung wieder ab und folgt im breitesten Abschnitt ziemlich genau der Körperrundung bis weit über den halben Umfang. Das caudale Ende des Schalensacks umfasst die ganze hintere Körperspitze, so dass es im Querschnitt als ein in sich geschlossener Ring erscheint (Abb. 7 *f*). Ansätze zu dieser Bildung sind bereits auf Stadium XIV feststellbar, doch ist es sehr fraglich, ob zu jenem Zeitpunkt das Schalenhäutchen selbst ventral schon geschlossen ist. Bei genauer Betrachtung der Gladien von Adulttieren kann das geschlossene Hinterende nur noch als verschwindend kleiner Trichter beobachtet werden. Es entwickelt sich also in der postembryonalen Phase kaum mehr weiter und bleibt im Adultzustand nur als Rudiment erhalten. Form und Lage und der Ansatz der ventralen Mantelmuskulatur weisen darauf hin, dass es sich um das phylogenetische Relikt des Conus handeln muss, welcher bei fossilen Formen noch vorkommt (ROGER, 1952).

Der Schalensack von *Loligo* ist auf seiner Dorsalfläche vollständig von Muskulatur bedeckt. Den grössten Anteil steuert dabei die Mantelmuskulatur bei. Die Flossenmuskulatur setzt caudal direkt am Sekundärepithel des Schalensacks an, während sie in ihrem cephalsten Abschnitt der pallialen Muskelschicht aufliegt. Auf der Höhe des Kiemengrundes inserieren die mächtigen Trichter- und Kopfretraktoren am peripheren Fahnenteil des Schalensacks, und zwar mit ihrer Hauptportion auf seiner Ventralseite. Nur wenige Fasern greifen auf die Dorsalfläche über (vgl. dazu Abb. 8 *e*). — Unter der Fahnenpartie der Schalendrüse

breitet sich eine schwache, langfaserige Mesodermschicht aus, an welche ventral der innere Dottersack grenzt. Vom cephalen Ende her folgt, eingebettet in eine dünne Schicht mesodermalen Gewebes, ein kleines Blutgefäss der Ventralseite der Rhachistasche. Caudal vom Ende der dorsalen Mantelhöhle verzweigt es sich rechtwinklig und verschwindet so aus der Umgebung des Schalendrüsengewebes.

Die detaillierte Beschreibung der einzelnen Schalensackabschnitte erfolgt wiederum nach der Einteilung von Stadium XII (vgl. pag. 203 ff.). Man vergleiche dazu die Abbildungen 8 *a—d*:

A. Die freie Rhachis ist sehr massiv und dick. Auch längs ihres Randes weist sie noch eine beachtliche Stärke auf. Das Phasenkontrastmikroskop enthüllt ihre geschichtete Bauweise. — Median ist das primäre Schalendrüsenepithel mit 16—17 μ hohen Zellen ausgestattet, welche gegen den Rand hin um ca. 4 μ niedriger werden. Die Zellkerne sind gross und hoch-oval. Das sekundäre Drüsenepithel ist mit weniger als 3 μ Dicke sehr flach; lediglich peripher geht es in kubische Zellen von 5 μ Höhe über. Median über der Rhachistasche, unmittelbar dem Sekundärepithel aufliegend, lässt sich eine Konzentration von intensiv angefärbten kleineren Mesodermzellkernen beobachten. Sie folgen dem Schalensack leistenartig von cephal bis in die Nähe der Stellarganglien. Später werden an dieser Längsleiste ein Teil der Fasern der pallialen Ringmuskulatur ansetzen (vgl. dazu Abb. 8 *f*).

B. Die Übergangszone, welche von der Rhachistasche zum Fahnenteil des Schalensacks überleitet, liegt — wie übrigens auch im Adulttier — auf der Höhe der Stellarganglien. Sie zeichnet sich durch die mit 4,5—5 μ dickste Stelle des Rhachiskiels aus. Hier ist nur noch der Rand des Primärepithels hochzellig. Der gesamte Mittelteil besteht aus nur 4 μ hohem Gewebe.

C. Im Fahnenteil ist die Stärke der Rhachisrinne wieder geringer als in der Übergangszone. Sie ist ca. 110 μ breit und weist eine stärkere Krümmung als die dünnen Seitenflügelplatten auf. Leichte Knickstellen markieren die Grenze zwischen Seitenflügel und innerer Rhachis. — Median ist das primäre Epithel sehr niedrig und enthält flache, scheibenförmige Kerne. Die an dieser Stelle stark positiv ausfallende PAS-Reaktion deutet auf eine intensive Sekretionsaktivität hin. Die Peripherie der Seitenflügelpartie wird von hochprismatischen Zellen ähnlich jenen des Epithelabschnitts A eingesäumt. Meist sind diese bis zu 45° gegen die Körpermediane geneigt. Die Zellköpfe sind wie auch im Epithel der freien Rhachisregion pflastersteinartig bombiert, so dass die Zelloberfläche im Schnitt ein gewelltes Aussehen erhält. Gegen das caudale Ende des Schalensacks verliert aber auch das primäre Epithel an der Peripherie seine hochprismatische Form und nimmt kubische Gestalt an.

D. Im caudalsten Schalensackabschnitt, dem Conusteil, umfasst nun auch das allerdings noch sehr zarte Schalenhäutchen das ganze Körperhinterende. Das sezernierende Epithel besteht hier aus kubischen bis langgestreckten niedrigen Zellen.

Der Schalensack von Stadium XIX zeigt keine wesentlichen Neuerungen mehr. Über der cephalen Partie hat sich die auf Stadium XV beschriebene Mesodermkern-Gruppierung zu einer eigentlichen Bindegewebsleiste entwickelt: Während im vordersten Abschnitt Mesodermkerne in engem Verband fast über der ganzen Breite der Rhachistasche zu sehen sind, finden sich caudal davon nur noch über der Medianen wenige eng zusammengedrängte Kerne (Abb. 8*f*). Im Querschnitt lässt sich an dieser Stelle deutlich eine Einschnürung im Muskelmantel erkennen, wobei der Hauptteil der Muskelfasern an der medianen Bindegewebsleiste direkt und der Rest in einem flachen Winkel an der ganzen dorsalen Schalensackfläche ansetzt. Diese mediane „Verankerungsleiste" läuft kurz hinter dem Gebiet der Stellarganglien aus. Von dort an inserieren sämtliche Muskelfasern direkt an der Dorsalseite des Schalensack-Fahnenteils. Die Mediane, dorsal über dem sekundären Schalensackepithel, bleibt dann frei von pallialer Muskulatur, indem dort das Sekundärepithel unmittelbar mit dem Körperintegument in Kontakt steht (vgl. Abb. 8 *e*).

7. OCTOPUS VULGARIS

7.1. **Übersicht über die embryonale Schalendrüsenentwicklung**

Die Entwicklung des Schalendrüsenkomplexes ist bei *Octopus* im Vergleich mit den untersuchten zehnarmigen Tintenfischen infolge der Uniformität des Drüsengewebes verhältnismässig einfach. Während der Embryonalperiode lassen sich zwei verschiedene, zeitlich sich überschneidende Phasen unterscheiden: Vom Beginn der Entwicklung bis gegen Stadium XV durchläuft die Schalendrüse eine Phase der topographischen und histologischen Differenzierung. Gleichzeitig setzt ungefähr auf Stadium VIII das Grössenwachstum der Anlage ein, welches bis weit über das Ende der Embryonalzeit hinaus andauert.

Wie bei *Sepia* und *Loligo* muss das Gebiet der Zentrallücke beim frühen Embryo von *Octopus* als prospektive Schalendrüsenanlage angesehen werden. Viel früher als bei *Loligo* und *Sepia* beginnt sich die durch ein hochzelliges Epithel ausgezeichnete, auf dem Keim meist vom animalen Pol leicht ventralwärts verschobene Anlage zu invaginieren. Dabei schiebt sich die künftige Epidermis vom Rand der Zentrallücke her über die äusseren Flanken der randständigen Schalendrüsenzellen. Durch diese Überwachsung werden die Zellen der ganzen Anlage

apikal zusammengedrängt, während basal speziell auf die Randzellen Zugkräfte ausgeübt werden. Dies hat schliesslich zur Folge, dass sich die Schalendrüsenränder gegen die Oberfläche des Keims konkav aufwölben. Mit zunehmender Aufwölbung nähern sich die Porusränder und verwachsen schliesslich miteinander.

Mit dem Verschluss des Drüsenporus setzt das Längenwachstum ein. Die Schalendrüsenanlage beginnt schlauchartig gegen lateral auszuwachsen. Dabei lässt sich sehr bald andeutungsweise eine Zweiteilung des Lumens erkennen, indem sich die mediane Partie zunehmend verengt, bis eine vollständige Abtrennung der Lumina der links- und rechtsseitigen Drüsenhälfte erfolgt. Gleichzeitig verlängern sich die beiden Schalensackhälften sehr rasch in lateraler Richtung, wobei sie in eine charakteristische, später im Detail zu beschreibende Beziehung zum Blutkreislaufsystem treten. Im Moment der vollständigen medianen Trennung sind auch bereits sämtliche Drüsenabschnitte angelegt. Nachher folgt nur noch Längenwachstum, welches ungefähr proportional zum allgemeinen Wachstum des Tierkörpers verläuft.

Fig. 13.
Schalenrudiment eines adulten *Octopus vulgaris* (schematisch).

7.2. **Frühentwicklung**

Im Innern des Schalensacks wird schon sehr früh lockeres Sekretmaterial abgelagert, welches sich rasch zu zwei stäbchenförmigen Gebilden verdichtet, die den im Adulttier auffindbaren Chitinstäben sehr ähnlich sehen. Im Laufe der allgemeinen Wachstumsperiode werden diese durch Apposition von weiterem Sekret vergrössert und verdickt.

Bereits zwischen den Stadien II und III unterscheidet sich das Gewebe der Zentrallücke deutlich vom übrigen Ektoderm. Seine Zellen sind höher und schlanker und mit grösseren kugeligen Kernen ausgestattet, welche meist gegen das apikale Zelldrittel verlagert sind. Der Übergang in normale Ektodermzellen am Rand der Anlage erfolgt noch fliessend und ohne klare Grenze.

Auf Stadium III ist das Gewebe der Zentrallücke vom übrigen Ektoderm scharf abgegrenzt (Abb. 9 *a*). Die hochprismatischen, hellen Zellen, welche gegen den Rand der Anlage wenig kürzer werden, setzen sich ohne Übergang direkt in die niedrigen Ektodermzellen fort. Im Gegensatz zu den meist etwas verschwommenen Zellgrenzen im normalen Gewebe des äusseren Keimblattes lassen sich die Zellgrenzen klar erkennen. Die kugeligen bis hoch-ovalen Kerne sind ca. $9 \times 7{,}5\,\mu$ gross und liegen meist in der Zellmitte. Nur vereinzelt sind sie

gegen die Zellbasis verlagert. In der Nähe der Kerne lassen sich häufig helle vakuolöse Differenzierungen erkennen. — Das Dotterepithel ist direkt unter der Zentrallücke frei von Kernen; hingegen lässt sich unter dem Randgebiet der Anlage die grösste Kerndichte der ganzen Dottermembran feststellen. Der Induktionstheorie von ARNOLD (1965) entsprechend liegt die Vermutung nahe, dass dieses Phänomen mit der unmittelbar bevorstehenden Invagination des prospektiven Schalendrüsenepithels zusammenhängt.

7.3. **Morphogenese des Schalensacks**

Auf Stadium IV beträgt die Fläche der Zentrallücke des Keims nur noch 25—30% der Fläche, welche sie auf dem vorangehenden Stadium beansprucht hat. — Während die Zellen im Anlagezentrum rechtwinklig auf der dünnen Basalmembran stehen, nimmt ihre Einwärtsneigung gegen den Rand progressiv zu. Die Zellbreite an der Basis ist damit grösser als apikal. Der besonders grosse Neigungswinkel der randständigen Zellen hat zur Folge, dass diese auf ihrer äusseren Flanke durch die gegen den Mittelpunkt der Zentrallücke vorwachsende Epidermis überdeckt werden. Die dadurch bedingte Porusverkleinerung darf als Indiz für die beginnende Invagination der Schalendrüsenanlage gewertet werden. Die eigentliche Schalendrüsenentwicklung hat somit nach unseren eingangs festgelegten Gesichtspunkten (S. 173) eben eingesetzt. — Die Zellen des Drüsenepithels sind 18—25 μ hoch, die der Epidermis vergleichsweise maximal 10 μ. Cytoplasma und Kerne zeigen bei allen angewandten Färbemethoden einen viel helleren Farbton als beim umliegenden Gewebe. Ausserdem reagiert das grobfädige Cytoplasma stark PAS-positiv. Einzelne Zellen weisen zusätzlich gröbere PAS-positive granuläre Partikel auf. Die Kerne, welche jetzt vorwiegend basal liegen, sind von kugeliger Gestalt und haben Durchmesser von 6,5—7 μ. Sie sind damit ungefähr gleich gross wie die Epidermiskerne und enthalten wie diese mehrere Nucleoli (meist zwei). Direkt über den Kernen können häufig Vakuolen beobachtet werden. Vereinzelt sind am distalen Epithelrand grossvolumige mitotisierende Zellen zu finden; sie scheinen jedoch seltener zu sein als in der Umgebung des Drüsenepithels. — Unter der Schalendrüse und im unmittelbar benachbarten Raum treten im Dotterepithel häufiger als unter dem übrigen Keimgewebe grosse Zellkerne mit riesigen Nucleoli auf.

Die beginnende Invagination und Überwachsung des hochzelligen Ektodermbezirks im Zentrum des Keims ist im Stadium V (Abb. 9 *b*) deutlich sichtbar. Die den Porusrand bildenden Epidermiszellen liegen vollständig über den stark geneigten Seitenflächen der randständigen Schalendrüsenzellen. Gegen das Poruszentrum zu weisen sie keilförmig vorwachsende Plasmaausläufer auf. — Auf den gegen apikal verjüngten hohen, schlanken Drüsenzellen lässt sich eine diffuse, PAS-positive Substanz feststellen, welche auch in den folgenden Stadien deutlich

in Erscheinung tritt. Da sie sich in ihrer Konsistenz von der stellenweise in der Umgebung des Keims zu findenden ausgefällten perivitellinen Flüssigkeit unterscheidet, muss es sich um eine Art „verfrühter" Sekretionstätigkeit des Schalendrüsengewebes handeln. Inwiefern diese Substanz mit dem eigentlichen Schalendrüsensekret identisch ist, muss offen bleiben. — Mitosezellen treten auch hier im Drüsenepithel auf. Die Tatsache, dass sie bei verschiedenen Keimen gleicher Entwicklungsstufe in sehr unterschiedlicher Zahl anzutreffen sind, könnte bedeuten, dass sie schubweise auftreten.

Auf Stadium VI wird der Verschlussvorgang eingeleitet; dabei wölben sich die Schalendrüsenränder stark auf, während gleichzeitig die randständigen Epidermiszellen über die Oberfläche des Drüsenepithels vordringen. Durch das Vorwachsen der Ränder und durch Absenken des Drüsenzentrums bildet sich ein gegen aussen noch offener Raum, das künftige Schalendrüsenlumen. Auch die spätere Paarigkeit der Drüse wird bereits andeutungsweise erkennbar: einerseits durch laterale Verbreiterung der Anlage auf nahezu das Doppelte der dorsoventralen Ausdehnung und anderseits durch stärkere Vertiefung der lateralen Partien des abgesenkten Drüsenteils; dies ist vor allem auf Frontalschnitten sichtbar. Unter der Schalendrüsenanlage ist noch kein mesodermales Gewebe eingewandert. Im unmittelbar mit dem Drüsengewebe in Kontakt stehenden Abschnitt des Dotterepithels zeigt sich noch immer eine auffällige Konzentration von Zellkernen.

Das aus hochprismatischen Zellen bestehende Schalendrüsenepithel weist eine Dicke von 19—21 μ auf, wobei die dickste Stelle im Drüsenzentrum zu finden ist. Die Zellgrenzen sind nicht mehr so klar ersichtlich wie in den Frühstadien. Das sich deutlich vom übrigen Blastoderm unterscheidende helle, und in der Hämalaunfärbung leicht rötliche Cytoplasma hat besonders im distalen Zellbereich einen groben, fädig-strähnigen Aspekt. Im distalen Zelldrittel finden sich häufig rötliches granuläres Material und Flüssigkeitsvakuolen mit rötlich gefärbtem Inhalt. Über der Epitheloberfläche lässt sich gleichgeartete Substanz beobachten, welche ziemlich eindeutig auf Sekretion schliessen lässt. Die hellen, kugeligen Zellkerne mit meist zwei Nucleoli liegen fast ausnahmslos in der Nähe der Epithelbasis. Da Mitosefiguren selten sind, kann nur vermutet werden, dass die Teilungsebenen auch bei *Octopus* stets senkrecht zur Epitheloberfläche stehen, und auf diese Weise die Einschichtigkeit des Schalendrüsengewebes gewahrt wird.

Stadium VII. Der Schalenporus ist am Verwachsen. Zugleich wird das Drüsenepithel weiter in die Tiefe versenkt. Als Folge davon biegt es sich stark konkav auf, so dass die Längsachsen der Drüsenzellen auf einen Punkt weisen, welcher sich etwa im Zentrum der Porusöffnung befindet. Das im Frontalschnitt nun eindeutig als paarig zu erkennende Lumen ist mit einer fädigen Sekretmasse angefüllt. Im medianen Sagittalschnitt erscheint es als kreisrundes Säckchen mit einer schmalen apikalen Öffnung.

Stadium VIII zeigt einen vollständig verschlossenen Schalensack. Im Gegensatz zu NAEF (1928), der sich nur auf die Aussenmorphologie stützt, ist kein offener Porus mehr vorhanden. Offensichtlich hat NAEF die scharfe Einbuchtung in der Mitte der Mantelanlage als vermeintliche Öffnung des Schalensacks angesehen.

Die totale Länge des Schalensacklumens beträgt ca. 75 μ, während es im Sagittalschnitt nur ca. 12 × 21 μ misst. Ganz an den lateralen Enden ist es noch etwas flacher, dafür aber breiter. Median hat sich der Schalensack noch nicht klar vom epidermalen Gewebe getrennt. Die wenigen apikalen Zellen an der Verschluss-Stelle könnten somit der Lage nach sowohl der in dieser Region zweireihigen Epidermis als auch dem Schalendrüsengewebe angehören. Für eine Zugehörigkeit zur Epidermis sprechen Form und Grösse der Zellkerne und ihre keineswegs basale Lage. Die letzte „Lücke" im Schalendrüsengewebe muss daher nachträglich noch geschlossen werden. Dies könnte entweder durch Unterwachsen der Epidermis durch einige Drüsenzellen oder mit grösserer Wahrscheinlichkeit durch Umdifferenzierung der apikalen Zellen zu Drüsenzellen unter gleichzeitigem Nachwachsen der Epidermis erfolgen. — Im Lumen des Schalensäckchens finden sich neben lockerem Sekret auch noch vereinzelt kompaktere basophile Körper von rundlicher Form. Vermutlich handelt es sich dabei um degeneratives Kernmaterial unbekannter Herkunft.

Die immer noch schlanken Drüsenzellen des Schalensäckchens zeigen gegenüber dem übrigen Ektoderm keine solch ausgeprägten Helligkeitsunterschiede in der Anfärbung wie in den Frühstadien. Ihre Zellkerne liegen zwar immer noch in der Nähe der Zellbasis, weisen jedoch neben der bisherigen Kugelgestalt auch flachere Formen auf.

Stadium IX-X zeigt eine bedeutende Grössenzunahme des schlauchartigen Schalensäckchens in lateraler Richtung (Fig. 14). Dessen zentral-medialer Teil grenzt zwischen den flachen Wülsten der transitorischen Flossenanlagen noch direkt an die Epidermis (Abb. 9 *c*), während die distalen Abschnitte das mesodermale Gewebe unterwachsen haben. Die lateralen Schlauchenden werden so durch mindestens drei Mesodermschichten von der Epidermis getrennt (Abb. 9 *d*). Die Unterseite des Schalensacks grenzt bis an seine äussersten Enden direkt an das Dotterepithel. — Die Lumina der beiden Schalendrüsenhälften kommunizieren noch; die Anlage ist damit noch nicht vollständig paarig. Im durchschnittlich ca. 20 μ breiten und 10 μ hohen Drüsenlumen lassen sich wie schon auf früheren Stadien vereinzelte pyknotische Zellkerne, die von granulösen rötlichen Materialklumpen umgeben sind, beobachten. Es scheint, dass neben dem Sekretmaterial auch degenerierende Zellen in die künftigen Schalenstäbchen integriert werden (vgl. APPELLÖF, 1892).

Das einschichtige Drüsenepithel besteht nicht mehr aus einheitlichen Zellen; es lässt sich jedoch keine Unterteilung in ein primäres und ein sekundäres Schalen-

drüsenepithel wie bei den zehnarmigen Tintenfischen vornehmen. In den gegen die Dottermasse und die Epidermis gerichteten Epithelpartien finden sich breite, niedrige Zellformen mit breit-ovalen Kernen. Die dorsal- und ventralwärts orientierten Seitenwände des Schalensäckchens bestehen aus 12—14 μ hohen, schlanken Zellen mit hoch-ovalen Kernen. Die Dimensionen der Zellkerne sind trotz der unterschiedlichen Lage mit 3,5 μ in der einen und 7—8 μ in der andern

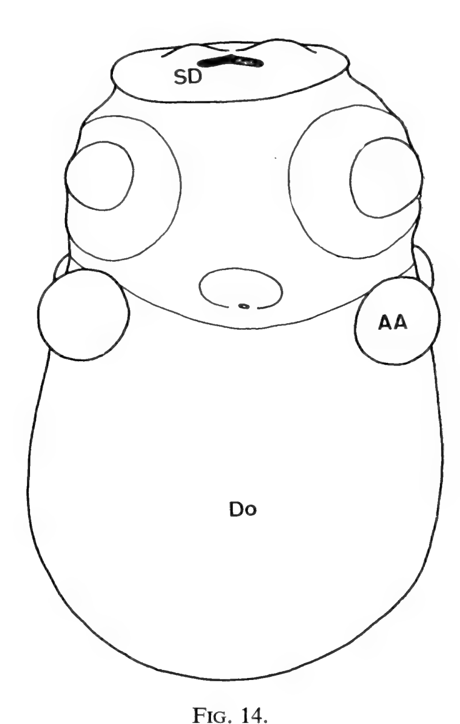


Fig. 14.

Octopus vulgaris, Stadium IX-X.
Rekonstruktion mit Schalendrüse.
(Dorsalansicht).

Richtung gleich. Neben diesen Extremformen kommen alle möglichen Übergangsstufen vor. Hin und wieder enthält das Schalendrüsenepithel auch degenerative Elemente, die damit das Erscheinen von pyknotischem Material im Drüsenlumen erklären könnten. Die im Cytoplasma oberhalb der Zellkerne auftretenden grossen vakuolösen Räume mit schwach rot gefärbtem Inhalt, der schmale rötliche Saum im distalen Epithelbereich und das kohärente, feinfaserige Sekretmaterial über den Zelloberflächen lassen auf eine erhöhte Sekretionstätigkeit schliessen. Verglichen mit *Sepia* ist jedoch die Sekretionsaktivität bei *Octopus* entsprechend den zu bildenden kleineren Schalenelementen gering. — Im Dotterepithel unter der Schalendrüsenregion ist keine besonders auffällige Konzentration

von Dotterepithelkernen mehr zu erkennen. Doch zeichnet sich der Dotter in diesem Gebiet wie schon auf früheren Stadien durch eine relativ tiefe Schicht feiner Dotterschollen aus.

Vor dem Zwischen-Stadium X-XI wird in der Schalendrüsenanlage die Trennung in die zwei später voneinander unabhängigen Schalensackhälften eingeleitet. Das Lumen des zentralen Abschnitts verengt sich stark, so dass es nunmehr weniger als 3 μ Durchmesser aufweist. Auch das übrige Lumen erfährt eine schwache Verengung; es misst an seiner weitesten Stelle in der Nähe der lateralen Enden der Drüsenschläuche nur noch ca. $8 \times 10 \mu$. — Das Schalendrüseninnere enthält in den weitlumigen Abschnitten Sekretmaterial, während im später hinfälligen verengten Zentralteil nur äusserst geringe Sekretspuren zu finden sind. — Mit Ausnahme der zentralen Partie sind nun die schlauchförmigen Schalensackhälften ganz von Mesoderm überwachsen. Dies entspricht der definitiven Situation, verlaufen doch die Schalenstäbchen im Adulttier fast auf ihrer ganzen Länge auf der Innenseite der pallialen Muskeldecke.

Die median noch immer miteinander verbundenen Schalendrüsenhälften haben auf Stadium XII vollständig getrennte Lumina. Im Mittelstück des Schalensacks ist das vorher durchgehende Lumen auf einer kurzen, nur wenige Zellen breiten Stelle unterbrochen. Die beiden Drüsenabschnitte folgen ohne merkliche Krümmung in gerader Linie dem caudal eben erst verschmolzenen Sinus posterior (v. Boletzky, 1968) bis an dessen laterale Grenze. Zwischen Sinus posterior und der Schalendrüse ist eine dünne Schicht kompakten Mesoderms eingeschoben. Die länglichen Zellen und die relativ kleinen Kerne unterscheiden es deutlich vom übrigen pallialen Mesoderm. Es handelt sich dabei wahrscheinlich um die Anlage von Gefässwänden des embryonalen Blutkreislaufsystems. Über dem Schalensack breitet sich eine massive Schicht Mantelmesoderm aus, welche nur am Ort des früheren Porus über dem medianen Abschnitt in eine einzige Zellschicht übergeht.

Da sich die Schalendrüsenzellen ausser dem leicht dichteren Cytoplasma und der regelmässigen Anordnung nicht mehr vom mesodermalen Gewebe unterscheiden, ist die mittlere lumenlose Schalensackpartie im Querschnittsbild oft nur mit Mühe zu identifizieren.

Die rekonstruktive Darstellung in Figur 15 gibt die topographischen Verhältnisse auf Stadium XIII wieder: In einem sanft geschwungenen Bogen folgt die Schalendrüse der caudalen Grenze des Sinus posterior, dessen Hälften nun vollständig miteinander verschmolzen sind (vgl. v. Boletzky, 1968). Sie zieht dabei ventral an den vom Sinus in die Mantellakunen führenden Rami superiores vorbei, indem sie diesen dicht anliegt. Diese Beziehung zwischen Blutkreislaufsystem und Schalensack bleibt nach Grimpe (1913) zeitlebens erhalten. Die distalen, keulenartig erweiterten Schalensackenden heben sich unmittelbar nach der Passage des Ramus superior in einem sehr flachen Winkel vom Sinus posterior

ab. Sie reichen bis auf die Höhe der seitlichen Sinusbegrenzung oder überragen diese um ein Weniges. — Die beiden Schalendrüsenhälften sind noch immer median durch eine dünne Gewebebrücke miteinander verbunden. Der lumenlose Mittelteil hat sich aber beträchtlich ausgedehnt und umfasst jetzt eine Länge von ca. 40 μ. An diesen zentralen Abschnitt schliesst beidseits eine Zone mit einem engen, caudo-cephal abgeflachten Lumen an, welches sich schliesslich lateral des Ramus superior auf ca. 5 × 8 μ ausweitet. Es enthält einen mehr oder weniger kompakten Sekretstrang, dem vereinzelt unregelmässige Sekretsubstanz und degeneratives Zellmaterial anhaften.

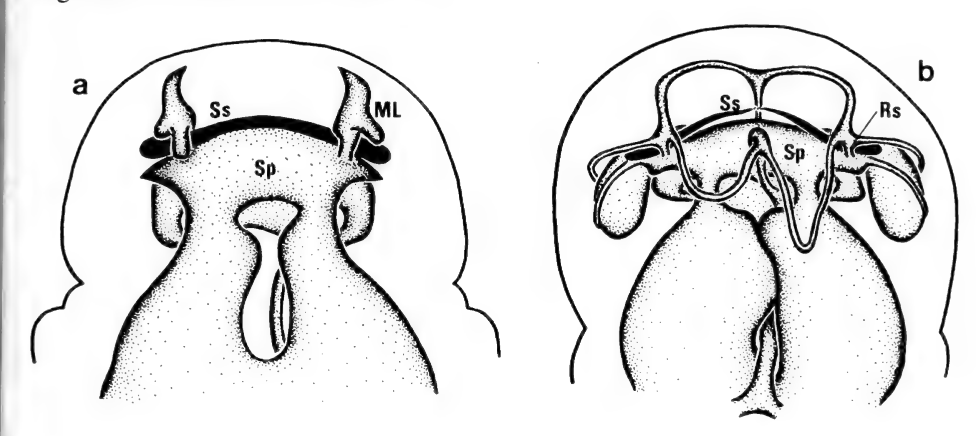


FIG. 15.

Octopus vulgaris. Beziehung des Schalensacks zum embryonalen Blutkreislaufsystem. Nach v. BOLETZKY (1968) verändert.
a: Stadium XIII; *b:* Stadium XIV. Dorsalansichten.

Die Zellen sind sämtlich radial gegen die Lumenmitte orientiert. Diejenigen der ventral- und dorsalwärtigen Drüsenflanken sind leicht höher als jene der caudal- und cephalwärts gerichteten. Das Cytoplasma enthält unmittelbar über den basalen Zellkernen helle, vakuolöse Räume. Apikal zeigt das Epithel einen besonders in der Azanfärbung deutlichen Sekretsaum. Auch auf der ganzen Epitheloberfläche breitet sich ein dünner Belag diffusen Sekretmaterials aus.

Entscheidende Veränderungen bahnen sich auf Stadium XV an. Die beiden Drüsenschläuche nähern sich sowohl bezüglich ihrer topographischen Lage als auch ihrer geweblichen Differenzierung dem Schlüpfzustand. Die bis jetzt noch zusammenhängenden Schalendrüsenhälften beginnen sich median zu trennen. Die Verbindung ihrer proximalen Abschnitte ist äusserst schwach und besteht nur noch aus einigen wenigen aneinandergereihten Einzelzellen. Wir können daher Stadium XV als Beginn der paarigen Phase in der Schalendrüsenentwicklung charakterisieren. Über den Mechanismus des Auseinanderweichens kann nichts Genaueres ausgesagt werden; es besteht jedoch Grund zur Annahme, dass eine

Streckung und nachträgliche Dedifferenzierung des Drüsenmittelteils daran beteiligt ist.

Die beiden allseitig von mesodermalem Gewebe umgebenen Schalensäcke verlaufen mit Ausnahme ihrer caudalen Anteile in den lateralen Mantelsepten, wobei sie weitgehend der Wölbung des Muskelmantels folgen. Es können folgende Abschnitte unterschieden werden (vgl. Abb. 10 *a*):

A. Die caudalen Schalendrüsenenden enthalten etwa über den fünften Teil der gesamten Drüsenlänge kein erkennbares Lumen. Sie verlaufen im hinteren Körperende schräg gegen die Aussenfläche der pallialen Muskulatur, ohne sie jedoch ganz zu erreichen. Da sie in einem flachen Winkel gegen ventral von der Frontalebene wegführen, sind sie nie auf demselben Frontalschnitt wie die Hauptstränge (Bezeichnungen siehe Fig. 13) der Drüsenschläuche zu finden.

B. Von den Caudalenden bis in die Nähe der Durchbruchstellen des links- und rechtsseitigen Ramus superior durch die palliale Muskeldecke erstrecken sich die Hauptstränge der beiden symmetrischen Halbdrüsen. Sie weisen relativ enge Lumina auf, welche die Initialen der künftigen Schalenstäbchen beinhalten. Sie liegen in der Muskelschicht eingebettet, wobei sie deutlich gegen deren Innenfläche verlagert sind.

C. An der Stelle, wo der Ramus superior die Mantelmuskulatur durchstösst, biegt der Schalensack scharf in dorso-lateraler Richtung gegen die Muskelaussenseite um. Kurz nach der Passage des Ramus superior ist er wiederum in cephaler Richtung abgewinkelt. Im Gebiet zwischen diesen beiden Knickungen greifen die sehr massiven Kopf- und Trichterretraktoren an. Da an die entsprechende Partie der späteren Schalenstäbchen grosse Anforderungen bezüglich ihrer statischen Festigkeit gestellt werden, besitzt der Schalensack dort ein relativ weites Lumen mit einem kräftigen Sekretstrang im Innern. Auch beim adulten Tier sind die Chitinstäbe an dieser Stelle stark verdickt.

D. Die cephalen Partien der Schalendrüsenhälften verlaufen von der zweiten, äusseren Biegung entlang der Aussenfläche der pallialen Muskulatur Richtung Kopf, wobei sie schwach gegen dorsal abgewinkelt sind. Sie enden auf der halben Strecke zwischen Ramus superior und caudalem Rand des Ganglion stellare. Die Lumina dieser Endzipfel sind ausserordentlich eng; auch bei den Schalenstäben der Adulttiere ist die betreffende Partie nicht besonders kräftig entwickelt.

Das Epithel des ganzen Schalensackes ist bedeutend flacher geworden. Es besteht nun aus kubischen Zellen mit relativ grossen, hellen Kernen. Die Epithelabflachung, die im Vergleich mit dem Längenwachstum der Anlage minimale Mitosehäufigkeit und die dadurch einigermassen konstante Zellzahl lassen den Schluss zu, dass bei der Vergrösserung der Drüsenschläuche in erster Linie das

Streckungswachstum eine Rolle spielt. Die Substanzvermehrung durch Zellteilung scheint während der ganzen Embryonalperiode von untergeordneter Bedeutung zu sein.

Mit Stadium XVI verschwindet das Verbindungsstück der beiden Schalendrüsenhälften vollständig. Die caudale Spitze des Drüsenlumens ist weiter gegen cephal zurückgewichen und ungefähr auf halber Strecke zwischen Ramus superior und der Ursprungsstelle des Schalendrüsenkomplexes zu finden.

Die Zelldimensionen variieren je nach Drüsenabschnitt. Da die Zellgrenzen grösstenteils nur sehr schlecht wahrnehmbar sind, sollen lediglich Epithelhöhe und Kerndimensionen angegeben werden. Caudal der Knickstellen beträgt die Zellhöhe durchschnittlich 5,5—6 μ. Die Kerne haben meist länglich-ovale Form und messen ca. 4 $\times$ 8 μ. Daneben kommen aber auch kugelige Formen von ca. 5,5 $\times$ 6 μ vor. Der englumige cephale Teil ist mit Zellen von 4—4,5 μ Höhe ausgestattet. Die Kerne sind dort sämtlich von lang-ovaler Gestalt und gleicher Grösse wie die entsprechenden im caudalen Epithelabschnitt. Häufig können in diesem selbst extrem langgestreckte Zellkerne von bis zu 4,5 $\times$ 13 μ gemessen werden.

Abbildung 10 *b—e* zeigt Querschnitte durch die Schalendrüsenregion von Stadium XVIII auf verschiedenen Niveaus. Da im Prinzip die verschiedenen Zonen den auf Stadium XV beschriebenen entsprechen, erübrigt sich eine detaillierte Besprechung. Es sei jedoch noch auf einige interessante Details hingewiesen:

Die caudalen Schalensackspitzen lassen sich etwas weniger weit als bei Stadium XV gegen das hintere Körperende verfolgen. Da sie nur allmählich spitz auslaufen, kann kaum genau angegeben werden, wie weit sie nach hinten reichen. — An den Insertionsstellen der Kopf- und Trichterretraktormuskeln ist im Drüsenlumen — wie Abbildung 10 *d* zeigt — ein ordentlich massiver Sekretstrang zu finden. Demnach wird hier bereits embryonal für eine Verstärkung der Verankerungselemente an der am stärksten beanspruchten Stelle gesorgt. — In dem auf die Aussenseite der pallialen Muskulatur übergreifenden cephalen Schalensackstück — vor allem in der Nähe der äusseren Knickstellen — enthalten die Zellkerne teilweise stärker basophiles Material als in den übrigen Drüsenteilen. Dies könnte mit einer intensivierten RNS-Produktion im Hinblick auf eine grössere Sekretionsaktivität zusammenhängen.

8. TABELLARISCHE GEGENÜBERSTELLUNG DER SCHALENDRÜSENENTWICKLUNG BEI *SEPIA*, *LOLIGO* UND *OCTOPUS*

Naef'sches Stadium :	*Sepia officinalis*	*Loligo vulgaris*	*Octopus vulgaris*
II-III	Ektodermales Gewebe gleichförmig.	Ektodermales Gewebe gleichförmig.	Zentrallücke vom übrigen Gewebe unterschieden.
III			Zentrallückengewebe scharf abgegrenzt, hochzellig. Kernansammlung im Dotterepithel unter dem Zentrallückenrand.
IV		Zentrallücke einschichtig, direkt auf dem Dotterepithel, mit grosskernigen, kubischen Zellen.	Fläche der Zentrallücke auf $1/3$ reduziert. Beginnende Invagination. Erste Sekretion.
VI			Bildung des Schalensacklumens; spätere Paarigkeit angedeutet.
VII		Beginn der Invagination. Unter der Schalendrüse Einwanderung einer Mesodermlage.	Beginn der Porusverwachsung.
VII-VIII	Beginn der Invagination im Keimzentrum. Darunter dünne Mesodermschicht.		
VIII			Porus verschlossen. Laterales Auswachsen des Schalensacks.
IX	Schalenfalte verengt. Grösse der invaginierten Fläche konstant. Primäres Drüsenepithel höher als Epidermis, grösstenteils 2-reihig, häufig Mitosen. Darunter bis zwei Mesodermlagen.	Spalträume unter dem Schalensack als Anlage des Sinus posterior. Vordifferenzierung des primären Epithels: ventralwärts niedrig- und dorsalwärts hochzellig.	
IX-X			Schalensack zentral mit Epidermis in Kontakt, lateral unter mesodermalem Pallialgewebe. Zellmasse je nach topographischer Lage unterschiedlich. Gesteigerte Sekretionsaktivität.

X-XI	Porusverschluss. Drüsenfläche noch konstant.	Porusverschluss. Drüsenfläche noch konstant.	Schalensacklumen zentral-medial stark verengt.
XI	Beginnende Neigung der Schalensackebene gegen Körperachse. Drüsenfläche vergrössert. Epithel zentral 3-reihig. Beginn der Sekretion.	Beginn des Längenwachstums des Schalensacks, dorsalwärts bis zur Stellarganglien-Anlage. Neigung der Schalensackebene gegen die Körperachse beginnt.	
XI-XII	Spuren eines Schalenhäutchens feststellbar.		
XII	Ansatz der Pallialmuskulatur am abgewinkelten Caudalende des Schalensacks. Verkleinerung der 3-reihigen Epithelfläche.	Schalendrüse erreicht cephal den Mantelrand. Im Lumen erstmals feines Sekrethäutchen. Differenzierung der verschiedenen Schalensackteile beginnt. Ausbildung des Sinus posterior abgeschlossen.	Lumina der Schalensackhälften vollständig getrennt. Schalensackspitzen auf Höhe der lateralen Grenzen des Sinus posterior. Schalensackhälften mit Ausnahme der proximalen Abschnitte unter dicker Mantelmesodermschicht.
XIII	Porusverschluss histologisch noch sichtbar. Durch Streckungswachstum des Schalensacks Reduktion der mehrreihigen Fläche. Beginn der histologischen Differenzierung. Reduzierte Zellteilungsaktivität.		Distal der Rami superiores durchstossen die Schalensackenden die Anlage der pallialen Muskulatur.
XIV-XV	Eiförmige Schale mit zentraler Verkalkungszone.	Caudales Gladiusende ventral in sich geschlossen (= Conus). Gladius damit vollständig angelegt.	
XV	Schale erreicht vordere Mantelkante und verbreitert sich cephal. Anlage von Ventralfortsatz und erster Pfeilerschicht. Typisches pfeilerbildendes Wulstepithel.		Schalendrüse beginnt sich vollständig zu teilen. Topographie und Differenzierung wie im Schlüpfmoment.
XVI	Schulp mit erster Kammer und Rostrumanlage. Typisches septumbildendes Wulstepithel.		
XVII	Zweikammeriger Schulp; in erster Kammer Gasblasen.		
XVIII	Dreikammeriger Schulp. Periostracum mit massiver Kalkdecke. Anlage von Gabel und Seitenflügel.		

9. DISKUSSION UND VERGLEICH

Die inneren Schalen sämtlicher recenter Dibranchiaten, selbst diejenigen der ursprünglichsten unter ihnen, müssen als durch Rudimentation aus einem ectocochleaten Urtyp hervorgegangen betrachtet werden. Die ursprünglich gekammerte Aussenschale ist im Extremfall vollständig reduziert worden. Die mit dem Verlust der Schutz- und Schwebeapparatur liierte fortschreitende Schalenreduktion ist anderseits durch den Ausbau eines hochspezialisierten Bewegungsapparates, des Muskelmantels, gekennzeichnet. — Die Tendenz zur Schalenreduktion kann anhand fossiler und recenter Cephalopoden belegt werden. Dabei sind vier verschiedene **Reduktionsgrade** zu beobachten:

A. Gekammerte Ectocochlea als Schutz, mit hydrostatischer Wirkung. — Hier wären als fossile Vertreter etwa die Belemniten zu nennen. Ihre Schale bestand aus einem gekammerten Teil, dem Phragmoconus, und einem gegen cephal vorragenden Proostracum. Teilweise wurde sie gegen aussen von einem Periostracum bedeckt, welches terminal mit einem grossen Rostrum versehen war. Von den recenten Cephalopoden existiert nur noch eine einzige Gattung, *Nautilus*, welche eine derart urtümliche Schale aufweist.

B. Gekammerte Endocochlea mit Stützfunktion und hydrostatischer Wirkung. — Solche Schalen besitzen *Spirula* und *Sepia*, wobei die erstere mit ihrem ektocochlealen Caudalteil die Verbindung zu *Nautilus* andeuten dürfte.

C. Reduzierte Endocochlea ohne Kammerung, mit reiner Stützfunktion. — Solche Schalen sind bei der Mehrzahl der heute noch lebenden Arten zu finden; so bei den Sepioliden, Teuthoiden, Vampyromorpha (PICKFORD, 1946) und den meisten Octopoden. Interessante Übergangsformen zwischen einer ungeteilten Schale und den beiden stabförmigen Rudimenten von *Octopus* und *Eledone* zeigen *Cirroteuthis magna* (ROBSON, 1932) mit einem sattelförmigen Schalenrest und *Grimpoteuthis glacialis* (ROBSON) mit zwei V-förmigen, caudal noch miteinander verbundenen Schalenstäbchen. Eine besondere Bedeutung kommt dem Fund von *Palaeoctopus newboldi* (WOODWARD, 1896, zit. nach NAEF, 1922) zu, der verschiedene Merkmale der zehnarmigen Tintenfische aufweist: Es handelt sich dabei um eine fossile Octopodenform mit einer wahrscheinlich gut entwickelten, leicht verkalkten inneren Schale, welche vermutlich mit einem schwach ausgebildeten Rostrum versehen war. Dazu kommen die gut ausgebildeten Flossen, die ja bei den recenten Octopoden nur noch als phylogenetische Reminiszens transitorisch während der Embryonalperiode in Erscheinung treten. (Vgl. ROGER, 1952.)

D. Vollständiges Fehlen einer Schale. — Dies ist bei einigen Sepioliden (*Rondeletiola* und *Inioteuthis*; NAEF, 1921) und einigen Octopoden (*Argonauta* und *Ocythoë*; ROBSON, 1932) der Fall. *Argonauta* verzichtet zudem auch auf die Ausbildung eines Schalensacks; lediglich embryonal wird wie bei *Octopus* eine Schalendrüse angelegt. Diese wird jedoch lange vor dem Schlüpfen wieder zurückgebildet (APPELLÖF, 1898; SACARRÃO, 1952 *b*).

Von einem Urtypus, wie ihn etwa die Belemniten repräsentieren, muss man sich einerseits die Sepioliden und Teuthoiden und anderseits die Octopoden in getrennten Linien abgeleitet denken (MANGOLD und FIORONI, 1970). Dabei ist die *Sepia*-Schale durch Unterdrückung des ventralen Phragmoconanteils und vollständige Rückbildung des Proostracums entstanden. Nach NAEF (1921-1928) erinnert lediglich die während der Embryonalentwicklung auftretende Parabolform des cephalen Schildrandes an ein rudimentäres Proostracum. Bei *Loligo* hingegen ist die Schale bis auf eine chitinöse Lamelle, den Gladius, reduziert. Nach NAEF und anderen Autoren entspricht die weit gegen cephal vorwachsende Rhachis einem stark verlängerten Proostracum. Vom Phragmocon ist nur noch ein kleiner Teil der Conusdecke übrig geblieben: Nur ganz zuäusserst am Caudalende lässt sich — bei älteren Embryonen sehr deutlich, beim Adulttier nur noch andeutungsweise — ein winziger trichterförmiger Rest des eigentlichen Conus erkennen. Betrachtet man die Ausgestaltung des schalenbildenden Epithels im Bereich der Gladiusfahne, ist man versucht, den äussersten Fahnenrand mit hochzelligem Bildungsgewebe der „Mittelplatte" und den daran angrenzenden Teil mit niedrigem Drüsenepithel der „Innenplatte" des *Sepia*-Schulps gleichzusetzen. Trotz einer solchen möglichen Übereinstimmung kann die Verschiedenheit der ausgebildeten, bzw. rudimentierten oder ganz unterdrückten Schalenteile bei *Sepia* und *Loligo* als zusätzlicher Hinweis dafür gelten, dass diese beiden Gattungen auf unterschiedlichen Deszendenzlinien liegen.

Eine interessante Weiterentwicklung zeigt die Seitenlinie der Sepioliden. Bei diesen ist die Schale, sofern sie überhaupt ausgebildet wird, bis auf ein kleines, fadenförmiges Gebilde mit einer sehr schwachen blattartigen Erweiterung am spitz zulaufenden Caudalende reduziert (JATTA, 1896; NAEF, 1921). Nach letzterem Autor ist dieses Schalenrelikt als das allein übrig gebliebene Proostracum einer zehnarmigen Urform aufzufassen.

Für die Deutung und Homologisierung der *Octopus*-Schalenreste sind Vergleichsformen wie *Palaeoctopus newboldi* wenig aufschlussreich. Immerhin darf bei der Betrachtung der Übergangsformen der Reihe *Cirroteuthis* — *Grimpoteuthis* — *Octopus* eine Homologisierung mit seitlichen Schalenelementen, z. B. von *Sepia*, nicht ausgeschlossen werden. Dass diese seitlich im Muskelmantel von *Octopus* verlaufenden Chitinstäbe wirklich ein den Schalenrudimenten anderer Cephalopoden homologes Gebilde darstellen, steht ausser Frage. Ihre topographische Lage im Tier und die Tatsache, dass sie ebenfalls als Widerlager für

die Kopf- und Trichterretraktormuskulatur dienen, beweisen dies. Auch die Bildung der beiden Schalensackhälften aus seitlichen Ausläufern einer anfänglich einheitlichen, durch Ektoderminvagination entstandenen Schalendrüsenanlage bestätigt diese Ansicht. Schon LANKESTER (1875) hat die zentrale Einsenkung auf dem *Octopus*-Keim mit der Schalenfalte der decapoden Tintenfische homologisiert.

Das Studium der embryonalen Verhältnisse kann wenig zum Verständnis der einzelnen Schalentypen bezüglich Homologien und regressiver Ausbildung beitragen. Die Schalendrüse als Bildungszentrum des wichtigsten Conchiferenmerkmals stellt ontogenetisch das erste eindeutig festgelegte Organ dar. Bei allen drei Species, aber auch bei den Sepioliden (v. BOLETZKY, unveröffentl.), ist der Bildungsmodus für den Schalensack prinzipiell gleich: Ein eingesenktes Ektodermstück im Keimzentrum wird vom übrigen Ektoderm und anschliessend auch teilweise von mesodermalen Gewebsanteilen überwachsen, so dass sich über dem primär invaginierten Epithelabschnitt ein Hohlraum, das Schalensacklumen, bildet. Eine ähnliche Entstehungsweise ist vermutlich bei allen andern endocochleaten Cephalopodenarten anzunehmen. Eine Delamination von Ektodermzellen und ihre anschliessende Restitution zum geordneten Zellverband einer Schalendrüsenanlage, wie es SACARRÃO (1950, 1952 *b*) für *Tremoctopus* und *Argonauta* beschreibt, erscheint uns ziemlich unwahrscheinlich und bedarf erneuter Überprüfung.

Im Verlauf der Ontogenese der endocochleaten Typen wird also die Entwicklung der Aussenschale nicht mehr rekapituliert, was dem DALCQ'schen Begriff der **Ontomutation** entspricht: Durch frühembryonale Abänderung des Entwicklungsablaufs entsteht ein neuer Tiertyp. Es sei betont, dass wir in den Begriff nicht eine einzige, sondern eine ganze Reihe von Parallelmutationen einschliessen, die von weiteren Anpassungen in anderen Organsystemen gefolgt sind.

Dass die Schalendrüse bei allen untersuchten Arten von Anfang an weitgehend direkt auf den arttypischen Endzustand ausgerichtet ist, zeigt, dass ontogenetisch auch keine Rekapitulation komplexerer Innenschalen, etwa des Typs der Belemnitenschale, durchlaufen wird. Im Gegenteil: die Entwicklungsabänderung erfolgt direkt, wobei eine abgewandelte Adultform resultiert, die ohne Rekapitulation von Ahnenzuständen im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes (vgl. HAECKEL) auskommt.

Beim Vergleich des Entwicklungsganges der drei zur Diskussion stehenden Arten fällt zunächst auf, dass die Ektoderminvagination bei den beiden zehnarmigen Vertretern auf einem späteren Stadium (um Stad. VII-VIII) beginnt als bei *Octopus* (ca. Stad. IV). Während bei *Sepia* und *Loligo*, aber auch bei den Sepioliden (v. BOLETZKY, unveröffentl.), der Verschluss des Schalenporus zwischen den Stadien X und XI erfolgt, ist bei *Octopus* die Schalendrüse bereits auf Sta-

dium VIII verschlossen. Die topographische und gewebliche Ausdifferenzierung des schalenbildenden Drüsenorgans findet aber bei allen drei Species um Stadium XV ihren Abschluss. — Ein Vergleich mit *Eledone cirrosa* (FUCHS, unveröffentl.) lässt sehr ähnliche Verhältnisse erkennen: Während mit einiger Sicherheit die Invagination um oder eventuell schon vor Stadium V beginnt, verschliesst sich der Schalensack wie bei *Octopus* um Stadium VIII. Es wäre natürlich wünschenswert, auch einen Vergleich mit *Argonauta argo* zu ziehen. Leider konnte dies wegen der grossen Schwierigkeit der Materialbeschaffung nicht realisiert werden. — Es ist möglich, dass das relativ frühe Erscheinen der Schalendrüsenanlage und die Zweiteiligkeit der Schalendrüse bei *Octopus* mit der Ausbildung des octopodentypischen Bewegungsapparates (Muskelmantel) und der für die Octopoden charakteristischen Formierung einer dorsalen Mantelhöhle zusammenhängt.

Bezüglich des Einsetzens des Wachstums der Anlage kann bei den drei untersuchten Arten eine weitgehende Übereinstimmung festgestellt werden: Bei *Sepia* und *Loligo* setzt das Flächenwachstum erst unmittelbar nach erfolgtem Porusverschluss ein; bei *Octopus* kann vor dem Verschlussmoment lediglich eine unbedeutende laterale Verbreiterung der Anlage bemerkt werden. Die Vergrösserung des Schalendrüsenkomplexes beginnt demnach jeweils immer erst nach dem Verwachsen der Porusöffnung.

Die Sekretionstätigkeit des Drüsengewebes setzt bei *Sepia* und *Loligo* übereinstimmend sofort nach dem Verschluss des Schalensackes ein; bei *Octopus* hingegen scheint eine Art „verfrühte", bedeutungsmässig unklare, schwache Sekretion schon ab Stadium IV vorzukommen, zu einem Zeitpunkt also, wo die Schalendrüse sich eben erst zur Invagination anschickt. Möglicherweise könnten biochemische Untersuchungen der Sekretmasse vor und nach dem Porusverschluss weitere Aufschlüsse liefern. Eine Verstärkung der Sekretionsaktivität erfolgt aber auch bei *Octopus* erst nach dem Verwachsen der Porusränder.

Auch die vorliegenden Untersuchungen bestätigen einmal mehr die systematische Sonderstellung der Octopoden. Neben der Ausbildung einer dorsalen Mantelhöhle und dem Verlust der Flossen wird diese Sonderstellung ebenfalls durch die verschiedenen signifikanten Abweichungen in der Schalendrüsenentwicklung und den relativ einfachen Verschluss des Schalenporus (dorsoventrales Zusammenziehen der vergleichsweise sehr kleinen Öffnung) vollkommen gerechtfertigt.

10.1. ZUSAMMENFASSUNG

— Die Entwicklung des Schalendrüsenkomplexes bei *Sepia*, *Loligo* und *Octopus* wird histologisch und morphologisch vergleichend dargestellt.

— Die Schalenelemente aller untersuchten Species dienen als Verankerungs-

stellen für die Kopf- und Trichterretraktormuskulatur und lassen diese Aufgabe schon auf mittleren embryonalen Stadien erkennen. Ausserdem ist der *Sepia*-Schulp seiner morphologischen Ausgestaltung nach ab Stadium XVI in der Lage, seine hydrostatische Funktion zu erfüllen.

— Innerhalb der zehnarmigen Tintenfische *(Sepia, Loligo, Sepioliden)* kann eine weitgehende Uniformität in der Schalendrüsenentwicklung festgestellt werden. So stimmen der zeitliche Ablauf des Grössenwachstums der Anlage, die Stadien der beginnenden Invagination, des Porusverschlusses und des Erreichens der für die Embryonalperiode endgültigen Verhältnisse der Schalendrüse untereinander überein. Ebenso ist eine klare Unterscheidung eines primären und eines sekundären schalenbildenden Epithels anhand der charakteristischen Ausgestaltung möglich.

— Bei *Octopus* tritt die Schalendrüsenanlage viel zeitiger (Stadium IV) auf als bei *Sepia* und *Loligo*. Die Verwachsung der Porusränder erfolgt ebenfalls früher (Stadium VIII). Die für das Schlüpfstadium typischen Verhältnisse liegen jedoch ungefähr im gleichen Stadium der Gesamtentwicklung wie bei den zehnarmigen Cephalopoden vor. — Eine Unterscheidung von primärem und sekundärem Schalendrüsenepithel ist wegen der Form und der einheitlichen geweblichen Ausgestaltung der Schalensäcke bei *Octopus* nicht möglich.

— Bei allen drei untersuchten Arten unterscheiden sich die für die Absonderung der einzelnen Schalenteile verantwortlichen Epithelbezirke durch verschiedenartige Ausdifferenzierung (S. 193 ff, 203 ff, 214 ff).

10.2. Résumé

— Le développement morphologique et histologique de la glande coquillière de *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris* et *Octopus vulgaris* est décrit.

— Chez les trois espèces, la coquille sert à la fixation des muscles rétracteurs du complexe céphalique et de l'entonnoir. Chez *Sepia officinalis*, la structure de l'appareil hydrostatique du sépion se forme à partir du stade XVI (stades d'après Naef).

— Chez *Sepia*, *Loligo* et les Sepiolidés, le développement de la glande coquillière est identique en ce qui concerne les caractères suivants: croissance discontinue, périodique du sac coquillier; début de l'invagination du sac au stade VII-VIII; soudure du pore au stade X-XI et organogénèse du sac coquillier achevée au stade XVIII. Il est possible de distinguer l'épithélium primaire de l'épithélium secondaire.

— La glande coquillière d'*Octopus* se forme plus tôt que celle de *Sepia* et de *Loligo*. La fermeture du pore est également plus précoce; l'organogénèse s'achève cependant au même stade que chez les Décapodes. La structure simple des sacs

coquilliers ne permet pas de distinguer l'épithélium primaire de l'épithélium secondaire.

— Les aires épithéliales responsables de la formation des différentes parties de la coquille présentent une différenciation typique pour chaque espèce (pp. 193, 203, 214).

10.3. Summary

— The histological and morphological development of the shell gland complex of *Sepia*, *Loligo* and *Octopus* is described and compared.

— The elements of the shell of the three investigated species serve as an attachment for the retractor muscles of the head and the funnel. This can be seen in the medium embryonic stages. From the morphological point of view the *Sepia* shell is able to execute its hydrostatic function beyond Naef's stage XVI.

— The development of the shell gland of *Sepia*, *Loligo* and the Sepiolids coincides in fundamental points such as periods of growth of the anlage, stages of initiating invagination, occlusion of the shell sac and attaining of the situation which is typical for the end of the embryonic period. The primary and secondary epithelium can be distinguished by reason of their characteristic development.

— The rudiment of the shell gland of *Octopus* appears in an earlier stage (IV) than that of *Sepia* and *Loligo*. Also the fusion of the edges of the shell gland pore takes place earlier (st. VIII). But the situation which is typical for the end of the embryonic period is achieved at nearly the same stage as in *Sepia* and *Loligo*. Because of the special shape and the histological uniformity of both halves of the shell sac it is impossible to distinguish between a primary and a secondary epithelium.

— The epithelial areas responsible for the formation of the different parts of the shells are typically developed in every species (see pages 193 ff, 203 ff, 214 ff).

11. LITERATUR

Appellöf, A. 1892. *Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Studien über den Bau und das Wachstum.* K. svenska Vetens. Akad. Handl. 25: 1-106.

— 1898. *Über das Vorkommen innerer Schalen bei den achtarmigen Cephalopoden (Octopoda).* Bergens Mus. Aarbog 12: 4-15.

Arnold, J. M. 1965. *The inductive role of the yolk epithelium in the development of the squid, Loligo pealii (Lesueur).* Biol. Bull. 129: 72-78.

Bather, F. A. 1888 *a. Shell-growth in Cephalopoda (Siphonopoda).* Ann. Mag. nat. Hist. 1: 298-310.

— 1888 *b. Professor Blake and shell-growth in Cephalopoda.* Ann. Mag. nat. Hist. 1: 421-427.

BLAKE, J. F. 1888. *Remarks on shell-growth in Cephalopoda.* Ann. Mag. nat. Hist. 1: 376-380.

BOLETZKY VON, S. 1968. *Untersuchungen über die Organogenese des Kreislaufsystems von Octopus vulgaris Lam.* Rev. suisse Zool. 75: 765-812.

CHOE, S. 1963. *Daily age markings on the shell of cuttlefishes.* Nature 197: 306-307.

DENTON, E. J. and J. B. GILPIN-BROWN. 1961. *The buoyancy of the cuttlefish, Sepia officinalis (L.).* J. mar. biol. Ass. U. K. 41: 319-342.

— J. B. GILPIN-BROWN and J. V. HOWARTH. 1961. *The osmotic mechanism of the cuttlebone.* J. mar. biol. Ass. U. K. 41: 351-364.

FIORONI, P. 1962. *Die embryonale Entwicklung der Hautdrüsen und des Trichterorganes von Octopus vulgaris Lam.* Acta anatomica 50: 264-295.

— 1964. *Zum embryonalen Grössenwachstum bei Tintenfischen.* Rev. suisse Zool. 71: 777-804.

— 1965. *Die embryonale Musterentwicklung bei einigen mediterranen Tintenfischarten.* Vie et Milieu 16: 655-756.

GRIMPE, G. 1913. *Das Blutgefäss-System der dibranchiaten Cephalopoden. Teil I. Octopoda.* Z. wiss. Zool. 104: 531-621.

HACKMAN, R. H. 1960. *Studies on chitin. IV. The occurrence of complexes in which chitin and protein are covalently linked.* Austr. J. biol. Sci. 13: 568-577.

HYATT 1884. *The Protoconch of Cephalopoda.* Am. Nat. 18.

JATTA, G. 1896. *I Cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli.* Fauna Flora Golf. Neapel 23. Monogr.

KÄLIN, I. 1967 *a. Beobachtungen über den Feinbau des Schulps von Sepia officinalis.* Rev. suisse Zool. 74: 596-602.

— 1967 *b. Ein Wunderwerk der Statik : Der Schulp des Tintenfisches.* Mikrokos. 56: 230-238.

KAWAGUTI, S. and A. ODA. 1963. *Electron microscopy on the cuttlebone-producing cells.* Biol. J. Okayama Univ. 9: 41-53.

KÖLLIKER, A. 1844. *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden.* Zürich.

KORSCHELT, E. und K. HEIDER. 1890. *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. — Spezieller Teil.* Jena.

— 1936. *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere.* 2. Bd.; 2. Aufl. Jena.

LANKESTER, E. R. 1875. *Observations on the development of the Cephalopoda.* Q. J. microsc. Sci. 15: 37-47.

LENDENFELD, R. 1888. *Bemerkung zu Riefstahl's Wachstumstheorie der Cephalopoden-Schalen.* Zool. Jb., Syst. 3: 317-318.

LEONHARDT, H. 1969. *Histologie und Zytologie des Menschen.* 2. Aufl. Stuttgart.

MCMANUS, J. F. A. 1948. *Histological and histochemical uses of periodic acid.* Stain Technol. 23: 99-108.

MANGOLD, K. und P. FIORONI. 1970. *Die Sonderstellung der Cephalopoden.* Zool. Jb., Syst. 97: 522-631.

MARTHY, H. J. 1968. *Die Organogenese des Coelomsystems von Octopus vulgaris Lam.* Rev. suisse Zool. 75: 723-763.

NAEF, A. 1921-1928. *Die Cephalopoden.* Fauna Flora Golf. Neapel 35. Monogr. 2 Bde.

— 1922. *Die fossilen Tintenfische.* Jena.

PORTMANN, A. 1960. *Die Tiergestalt.* 2. Aufl. Basel.

RIEFSTAHL, E. 1886. *Die Sepienschale und ihre Beziehungen zu den Belemniten.* Palaeontographica 32: 201-214.

ROBSON, G. C. 1932. *A monograph of the recent Cephalopoda. Part II. The Octopoda*. London.

ROGER, J. 1952. *Sous-classe des Dibranchiata (Owen 1836)*. — In: PIVETEAU, J. *Traité de Paléontologie*. T. II: 689-755. Paris.

SACARRÃO, G. F. 1950. *Sobre as primeiras fases da ontogénese de Tremoctopus violaceus Delle Chiaje*. Arq. Mus. Bocage 20: 1-123.

— 1951. *Notice on the embryonic shell sac of Octopus and Eledone*. Arq. Mus. Bocage 22: 103-105.

— 1952 *a*. *Remarques sur la régression de la coquille des Céphalopodes. — Aspects embryonnaires et évolutifs*. Rev. Fac. Cienc. Lisboa 3: 155-162.

— 1952 *b*. *Notice on the shell gland of Argonauta*. Arq. Mus. Bocage 23: 35-37.

SPALTEHOLZ, W. 1914. *Über das Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten und seine theoretischen Bedingungen nebst Anhang über Knochenfärbung*. 2. Aufl. Leipzig.

STEGEMANN, H. 1961. *Über die Skleroproteide der Mollusken*. Naturwiss. 48: 501.

— 1963. *Proteine (Conchogene) und Chtitin im Stützgewebe von Tintenfischen*. Z. physiol. Chem. 331: 269-279.

SVAMMERDAMM, J. 1738. *Biblia Naturae*, Bd. 2. Leyden.

USSOW, M. 1874. *Zoologisch-embryologische Untersuchungen*. Arch. Naturgesch. 40: 329-372.

VIALLETON, M. L. 1888. *Recherches sur les premières phases du développement de la seiche (Sepia officinalis)*. Ann. Sci. nat., Sér. Zool. 6: 165-280.

WIRZ, K. 1959. *Etude biométrique du système nerveux des Céphalopodes*. Bull. biol. 93: 78-117.

12. VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN

AA Armanlage
AT Ansatzstelle der Kopf- und Trichterretraktoren
Au Augenanlage
Bg Blutgefäss
BR Blutraum
cE cephales Endstück des Schalenstabes
Ch Chromatophoren
Cö Cölom
DE Dotterepithel
DF Dornfortsatz, Rostrum
Do Dotter
„D"V „Dotter"-Vakuole
Ek Ektoderm
Ep Epidermis
FA Flossenanlage
Fa Fahne
fR freie Rhachis
Ga Gabel
Gg Ganglion
Gl Gladius
Ho HOYLE'sches Organ
HS Hauptstrang des Schalenstabes
iR innere Rhachis
Iv Invaginationsstelle
Ki Kiemen
Kö KÖLLIKER'sche Organe
KS Keimscheibe
MA Ansatzstelle der Mantelmuskulatur
Md Mitteldarmanlage
MH Mantelhöhle (ventral und dorsal)
ML Mantellakune
MM Mantelmuskulatur
MS Mantelseptum
Ms Mesoderm

mZ	migrierende Zellen
pE	primäres Epithel
Pf	Pfeiler
pF	perivitelline Flüssigkeit
Pk	Perikard
Po	Porus
PV	Porus-Verschlussnaht
Rs	Ramus superior
SD	Schalendrüse
sE	sekundäres Epithel
Se	Sekret
SF	Seitenflügel
SG	Stellarganglion
SH	Schalenhäutchen
Si	Siphonalteil des Wulstes
Sp	Sinus posterior
Ss	Schalensack
St	Septum
TR	Trichterretraktor
Vd	Vorderdarmanlage
Vf	Ventralfortsatz
Vw	Ventralwandrudiment des Phragmocons
Wu	Wulst
ZK	Zellkern
ZL	Zentrallücke

Abb. 1 *a.*

Sepia officinalis, Stadium XIV-XV. Mantel über dem Schalenhäutchen eröffnet. (Vgr. 16 ×).

Abb. 1 *b* und *c.*

Schalenhäutchen von *Sepia officinalis,* Stadium XV.
b: Dorsalansicht; *c*: Ventralansicht;
deutlich sichtbar sind die Verkalkungsgrenze und die als helle Punkte erscheinenden Pfeiler der ersten Pfeilerschicht. (Vgr.: 50 ×).

Abb. 1 *d.*

Sepia officinalis. Stadium XVI. Totalansicht.
Durch das noch transparente Körperintegument ist der embryonale Schulp zu erkennen. (Vgr.: 16×).

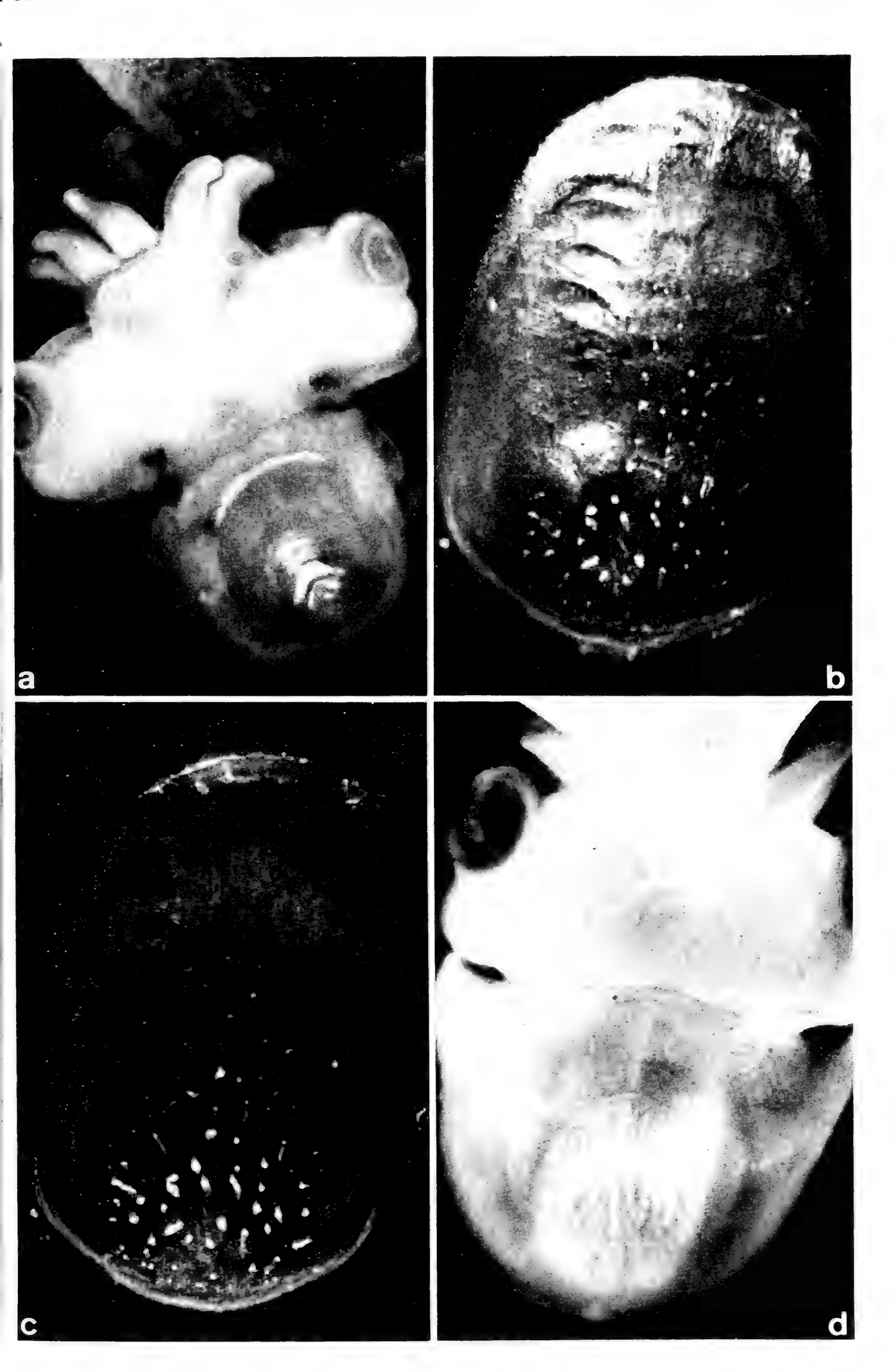

a
b
c
d

Abb. 2 *a*.

Sepia officinalis. Stadium XVI. Schulp aus ventraler Richtung.
Deutlich ist das erste Septum über den mäandrig verlaufenden Pfeilern zu sehen. (Vgr.: 30 ×).

Abb. 2 *b*.

Sepia officinalis, Stadium XIX. Schulp am Totaltier präpariert; Dorsalansicht. (Vgr.: 9 ×).

Abb. 2 *c*.

Habitus von *Sepia officinalis*, Stadium XVIII, im Durchlicht.
Unter dem Schulp, das innere Dotterorgan, lateral vom Schulp im cephalen Manteldrittel die Stellarganglien als dunkle Schatten erkennbar. (Vgr.: 9 ×).

Abb. 2 *d*.

Sepia officinalis, Stadium XVIII. Schulp aus ventraler Richtung.
Es sind die ersten drei Kammern und die Grundflächen der Pfeiler zu erkennen.
Man beachte den Gradienten in der Ausgestaltung der Pfeiler in Richtung des Kammerrandes. (Vgr.: 21 ×).

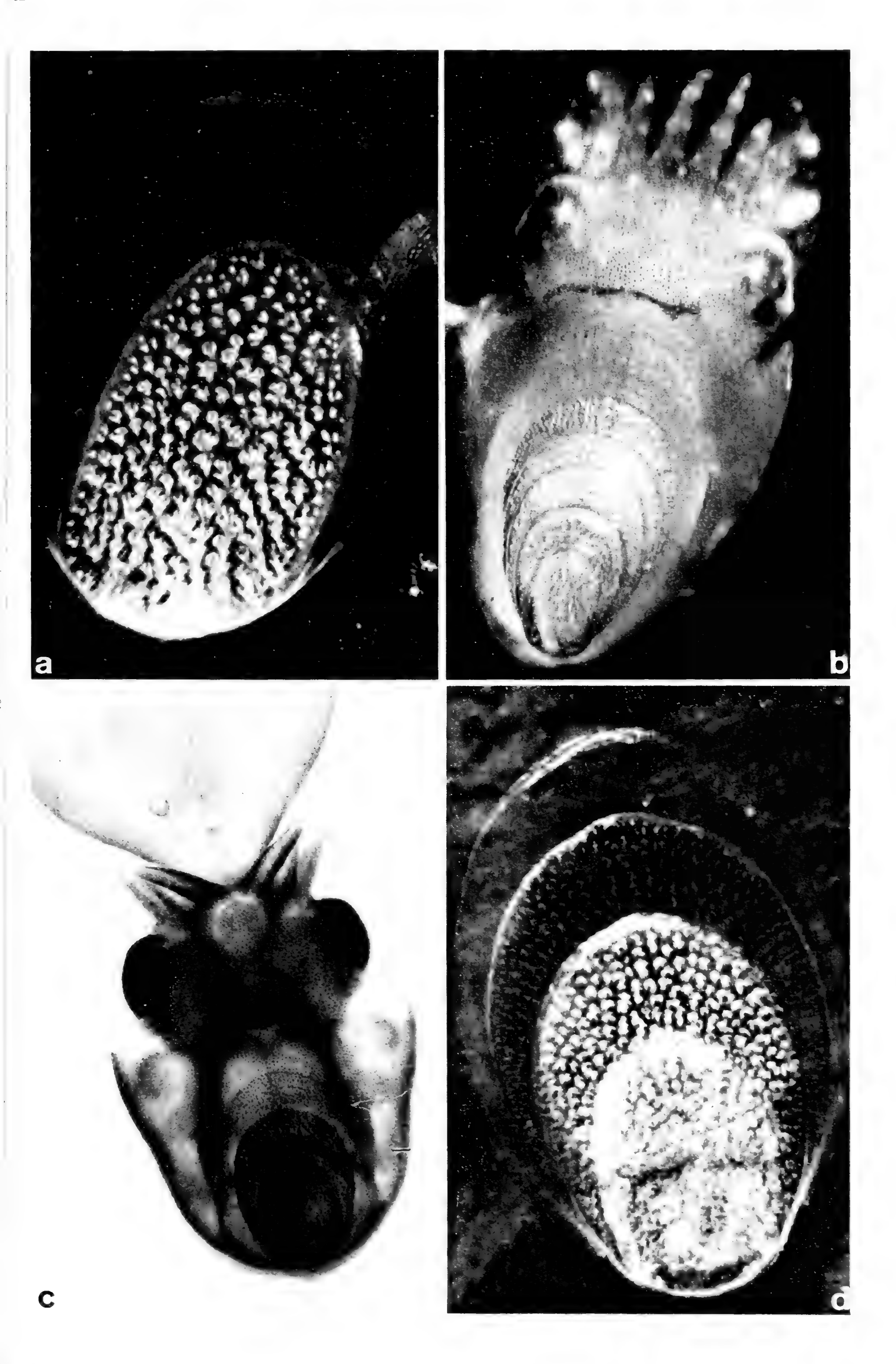

a
b
c
d

Abb. 3 *a*.

Sepia officinalis, Stadium XIX. Schulp im Durchlicht aus ventraler Richtung. Bis auf die zuletzt gebildete Kammer enthalten sämtliche Lufteinschlüsse (dunkle Randlinien), ein Hinweis auf die Auftriebsregulatorische Funktion des Sepiaschulpes. (Vgr.: 12½ ×).

Abb. 3 *b*.

Sepia officinalis, Stadium XIX-XX. Totaltier mit wegpräparierter Rückenhaut. (Vgr.: 11 ×).

Abb. 3 *c*.

Schulp von *Sepia officinalis*, Stadium XIX-XX, von dorsal her. Sehr schön treten die Insertionsstellen der Pfeiler ("Bälkchen") an der Rückenplatte hervor. (Vgr.: 21 ×).

Abb. 3 *d*.

Sepia officinalis, Stadium XIX-XX. Derselbe Schulp aus ventraler Richtung. Sehr gut sind die cephalen Kammergrenzen (= Siphonalduten) mit den feingliedrigen Pfeilergrundflächen erkennbar. Man beachte, wie die Mäanderfiguren mit der Grösse der Kammern an Komplexheit zunehmen. (Vgr.: 21 ×).

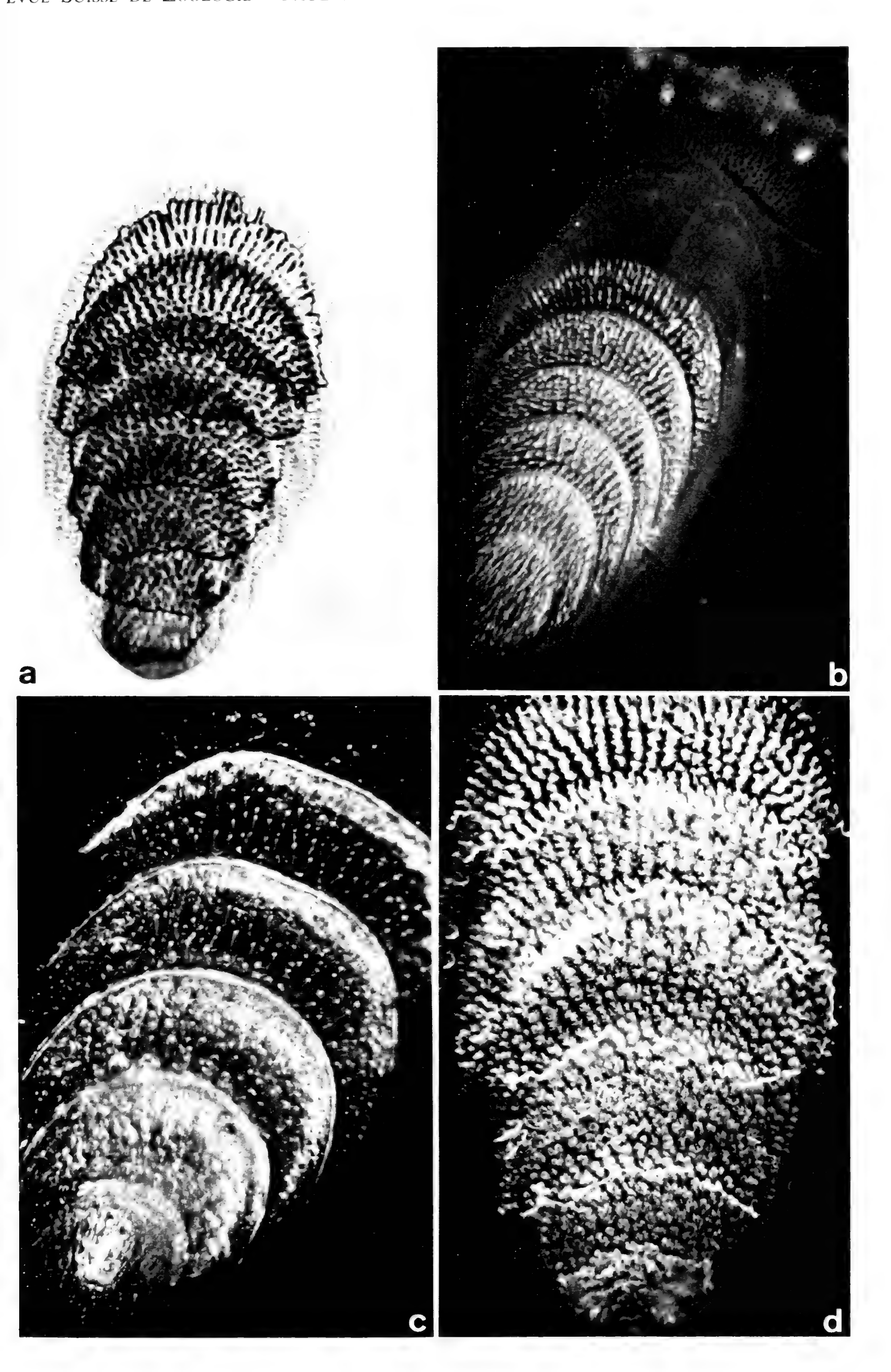

a
b
c
d

Abb. 4 *a* und *b*.

Blick in je zwei aufeinander folgende Kammern
von aufgebrochenen Embryonalschulpen von *Sepia officinalis*.
Man beachte die grosse Variation der Form und die gegenseitige räumliche Lage
der Pfeiler (vgl. Text). (Vgr.: *a*: 85 ×; *b*: 150 ×).

Abb. 4 *c*.

In den zuletzt gebildeten Kammern von Schulpen schlüpfbereiter *Sepia*-Embryonen treten bereits
an einigen wenigen Stellen Interseptallamellen auf. (Vgr.: 150 ×).

Abb. 4 *d—f*.

Detailaufnahmen der Stützelemente aus Embryonalschulpen von *Sepia officinalis*.
Deutlich ist der Schichtbau der Pfeiler zu erkennen. (Vgr.: 430 ×).

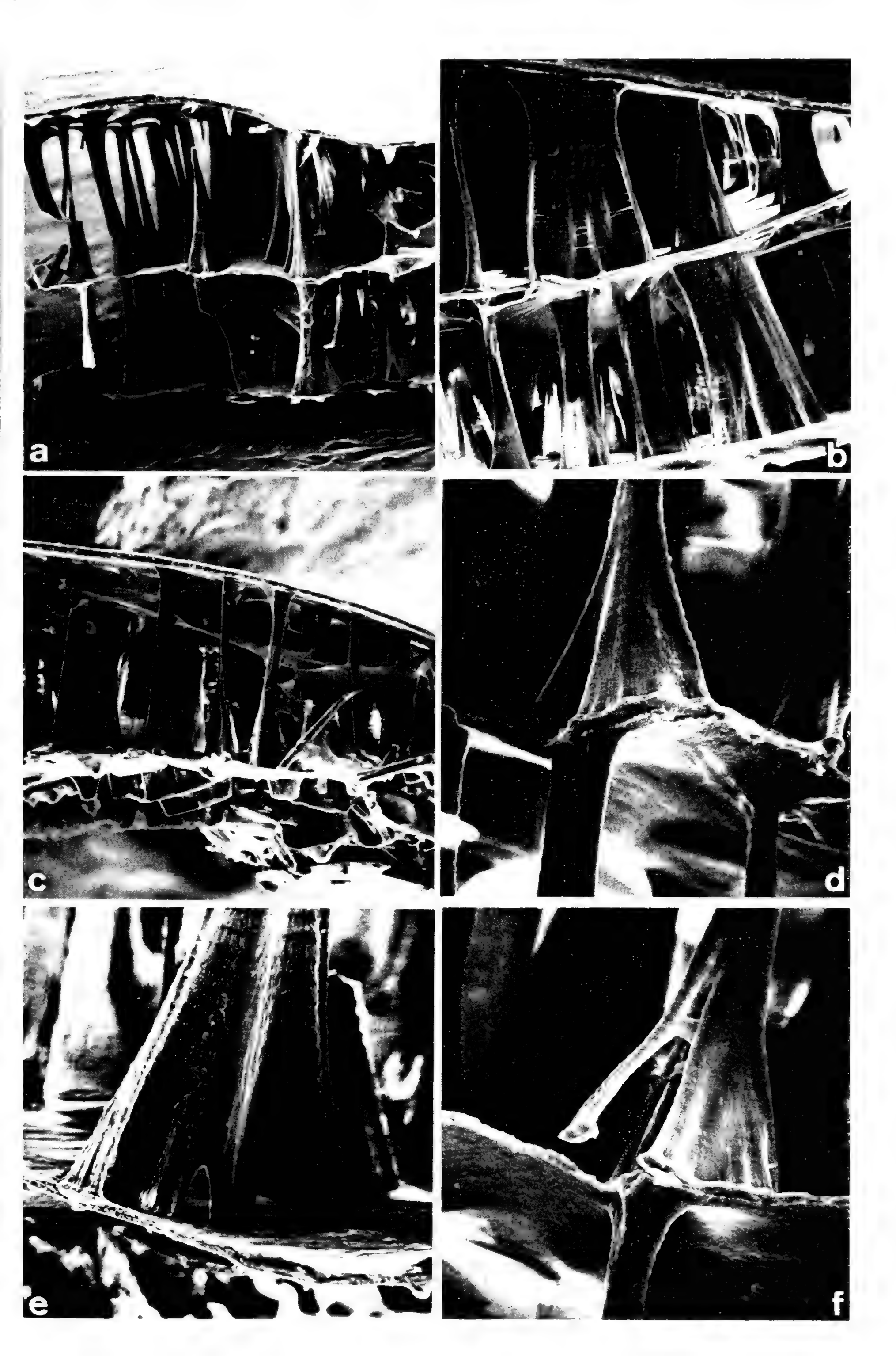

a
b
c
d
e
f

Abb. 5 *a*.

Sagittalschnitt durch die Schalendrüsenanlage von *Sepia officinalis*, Stadium VIII. Beginn der Invagination.

Abb. 5 *b*.

Sepia officinalis, Stadium IX. Sagittalschnitt durch die Schalendrüsenregion.

Abb. 5 *c* und *d*.

Sepia officinalis, Stadium IX. Detailansichten des Porusrandes: *a)* ventral- und *b)* dorsalwärts vom Porus.

Abb. 5 *e*.

Sepia officinalis, Stadium X-XI.
Sagittalschnitt durch den Mantel mit soeben verschlossener Schalendrüse.

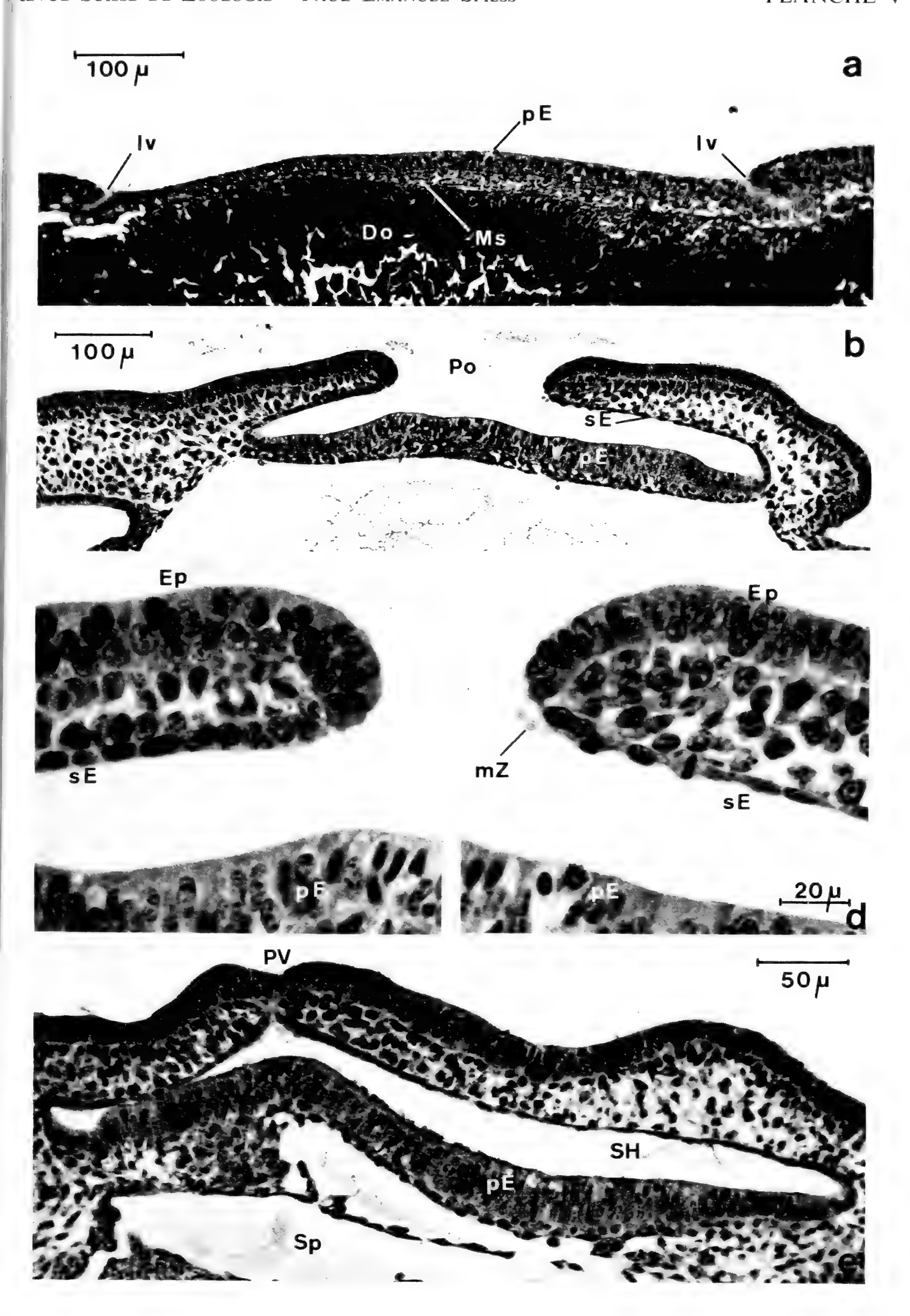

100 μ
a
pE
Iv
Iv
Do
Ms
100 μ
b
Po
sE
pE
Ep
Ep
sE
mZ
sE
pE
pE
20 μ
d
PV
50 μ
SH
pE
Sp
e

Abb. 6 *a*.

Sepia officinalis, Stadium X-XI. Detailansicht des Porusverschlusses.

Abb. 6 *b*.

Ausschnitt aus dem sezernierenden primären Drüsenepithel von *Sepia officinalis*, Stadium XII.

Abb. 6 *c*.

Sepia officinalis, Stadium XII. Sagittalschnitt.

Abb. 6 *d*.

Sepia officinalis, Stadium XII. Sezernierende Zellen des primären Schalendrüsenepithels.

Abb. 6 *e*.

Sepia officinalis, Stadium XIII. Porusverschluss-Stelle im Mesoderm.

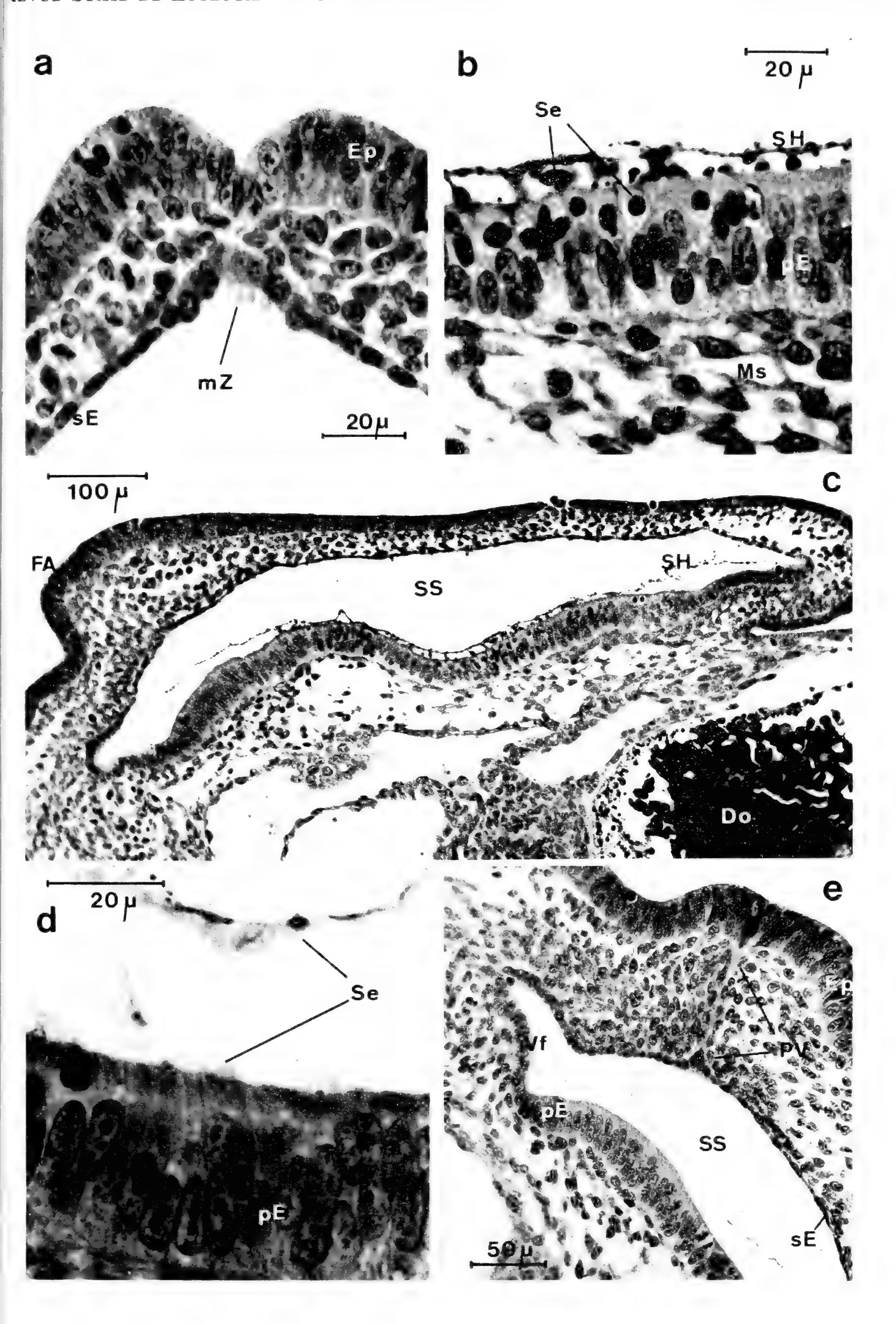

a
Ep
mZ
sE
20 μ
b
20 μ
Se
SH
pE
Ms
100 μ
c
FA
SS
SH
Do
20 μ
d
Se
pE
e
Ep
PV
Vf
pE
SS
sE
50 μ

Abb. 7 *a*.

Sagittalschnitt durch die Zentrallücke eines Keims von *Loligo vulgaris* auf Stadium V.

Abb. 7 *b*.

Loligo vulgaris. Sagittalschnitt durch die Schalendrüse auf Stadium VII.
Man beachte die fortgeschrittene Invagination am buccalwärts gerichteten Drüsenrand.

Abb. 7 *c*.

Frontalschnitt durch die Mantelanlage von *Loligo vulgaris* auf Stadium IX.
Besonders deutlich ist die progressiv zunehmende Schräglage der Zellen
des primären Schalendrüsenepithels gegen den Drüsenrand hin sichtbar.

Abb. 7 *d*.

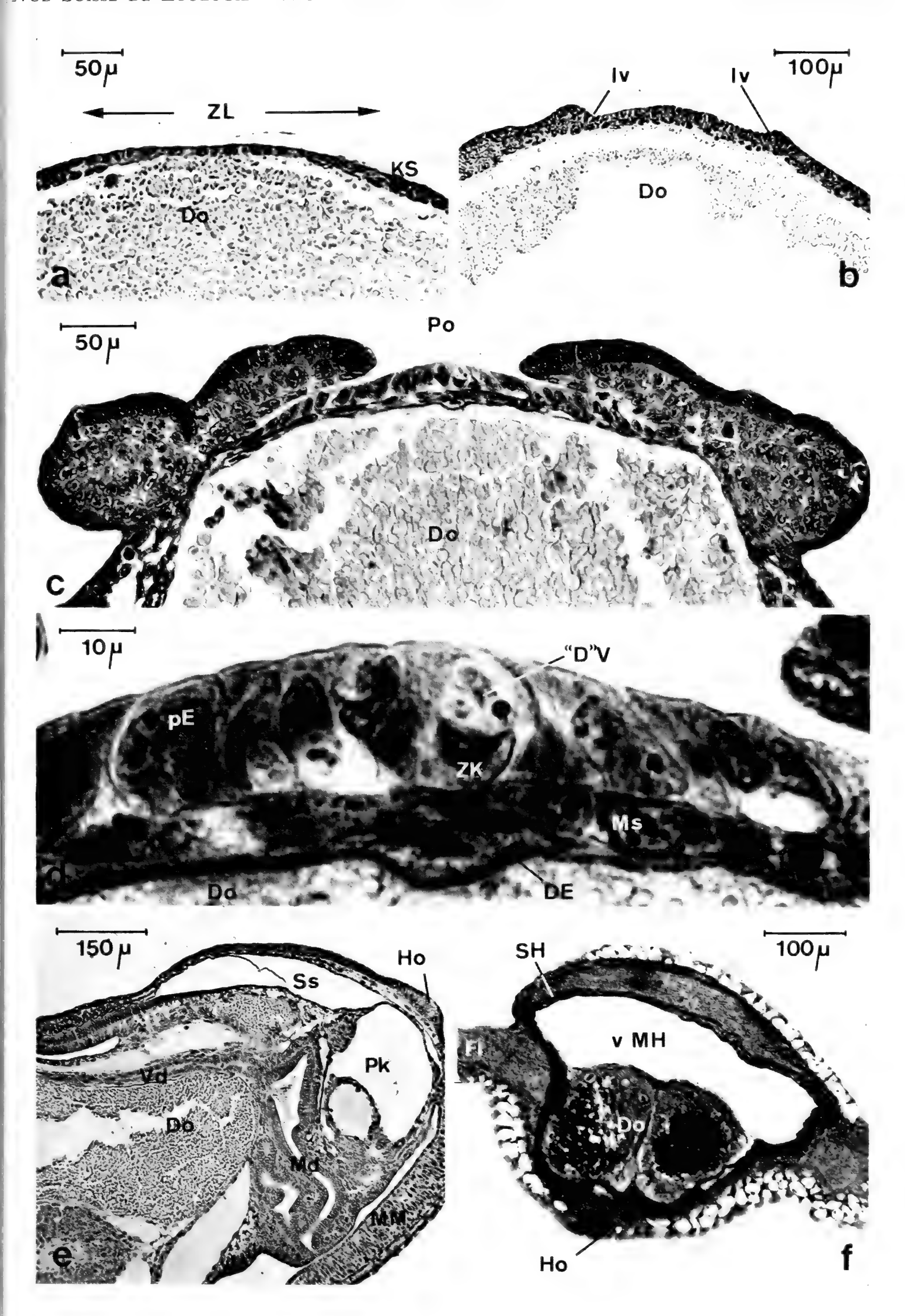
Detail des Schalendrüsenzentrums desselben Embryos wie auf Abbildung 7 *c*.

Abb. 7 *e*.

Loligo vulgaris, Stadium XIII. Übersicht im Sagittalschnitt.
Das relativ grosse Lumen im mittleren Drittel des Schalensacks
muss als Artefact aufgefasst werden.

Abb. 7 *f*.

Querschnitt durch das hintere Körperende von *Loligo vulgaris* auf Stadium XVI.
Schalendrüse und Schalenhäutchen sind deutlich ventral in sich geschlossen.



50μ
ZL
KS
Do
a
100μ
Iv
Iv
Do
b
50μ
Po
Do
c
10μ
"D"V
pE
ZK
Ms
Do
DE
d
150μ
Ho
Ss
Pk
Vd
Do
Md
MM
e
100μ
SH
v MH
Do
Ho
f

ABB. 8 *a—d.*

Querschnittserie durch *Loligo vulgaris*, Stadium XV. (Erläuterungen siehe Text.)

a. Schnitt durch die Zone der freien Rhachis.
b. Übergangszone zwischen freier Rhachis und Fahnenteil auf der Höhe der Stellarganglien.
c. Schnitt durch den Fahnenteil auf der Höhe der Ansatzstelle der Kopf- und Trichterretraktoren.
d. Fahnenteil an der Stelle seiner grössten lateralen Ausdehnung.

ABB. 8 *e.*

Detail aus Abbildung 8 *c*: Ansatz von Kopf- und Trichterretraktoren am Schalensack. (Erkl. im Text.)

ABB. 8 *f.*

Querschnitt durch die Region der Rhachistasche von *Loligo vulgaris*, Stadium XIX. Ansatz der Mantelmuskulatur an der Bindegewebsleiste dorso-median über dem Schalensack und am sekundären Schalendrüsenepithel. (S. Text).

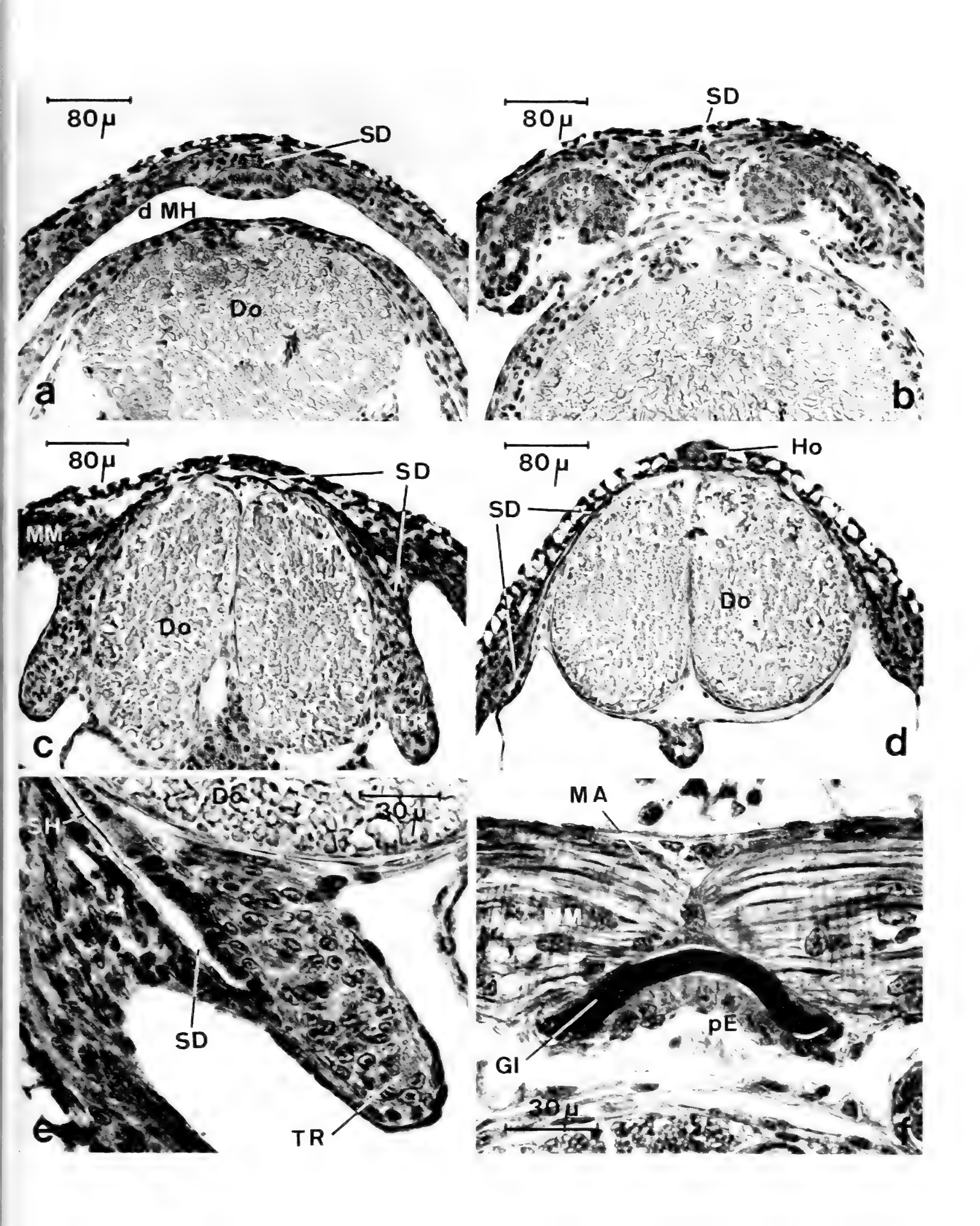

80µ
SD
d MH
Do
a
80µ
SD
b
80µ
SD
MM
Do
TR
c
80µ
Ho
SD
SD
Do
d
Do
30µ
SH
SD
TR
e
MA
MM
pE
Gl
30µ
f

Abb. 9 *a*.

Octopus vulgaris, Stadium III. Detail der Zentrallückenregion.

Abb. 9 *b*.

Schalendrüse von *Octopus vulgaris* auf Stadium V.
Man beachte die beginnende Überwachsung der Drüsenränder durch undifferenziertes Ektoderm.

Abb. 9 *c*.

Octopus vulgaris, Stadium IX-X.
Querschnitt durch die Schalendrüse im medianen Bereich.
Sie stösst hier direkt an die Epidermis und ans Dotterepithel.

Abb. 9 *d*.

Gleicher Embryo wie auf Abb. 9 *c*.
Querschnitt durch die Schalendrüse in deren distalem Abschnitt.
Zwischen Epidermis und Schalendrüse ist hier eine aus 2-3 Zell-Lagen bestehende Mesodermschicht eingeschoben.

Abb. 9 *e*.

Übersicht über die Mantelanlage von *Octopus vulgaris* auf Stadium X-XI in einem medianen Sagittalschnitt.

Abb. 9 *f*.

Octopus vulgaris, Stadium XII. Frontalschnitt.

Abb. 9 *g*.

Octopus vulgaris, Stadium XIII.
Sagittalschnitt im Gebiet des Ramus superior und der Mantellakune.
Die Kleinheit der Schalendrüse kommt auf dieser Abbildung deutlich zu Ausdruck.

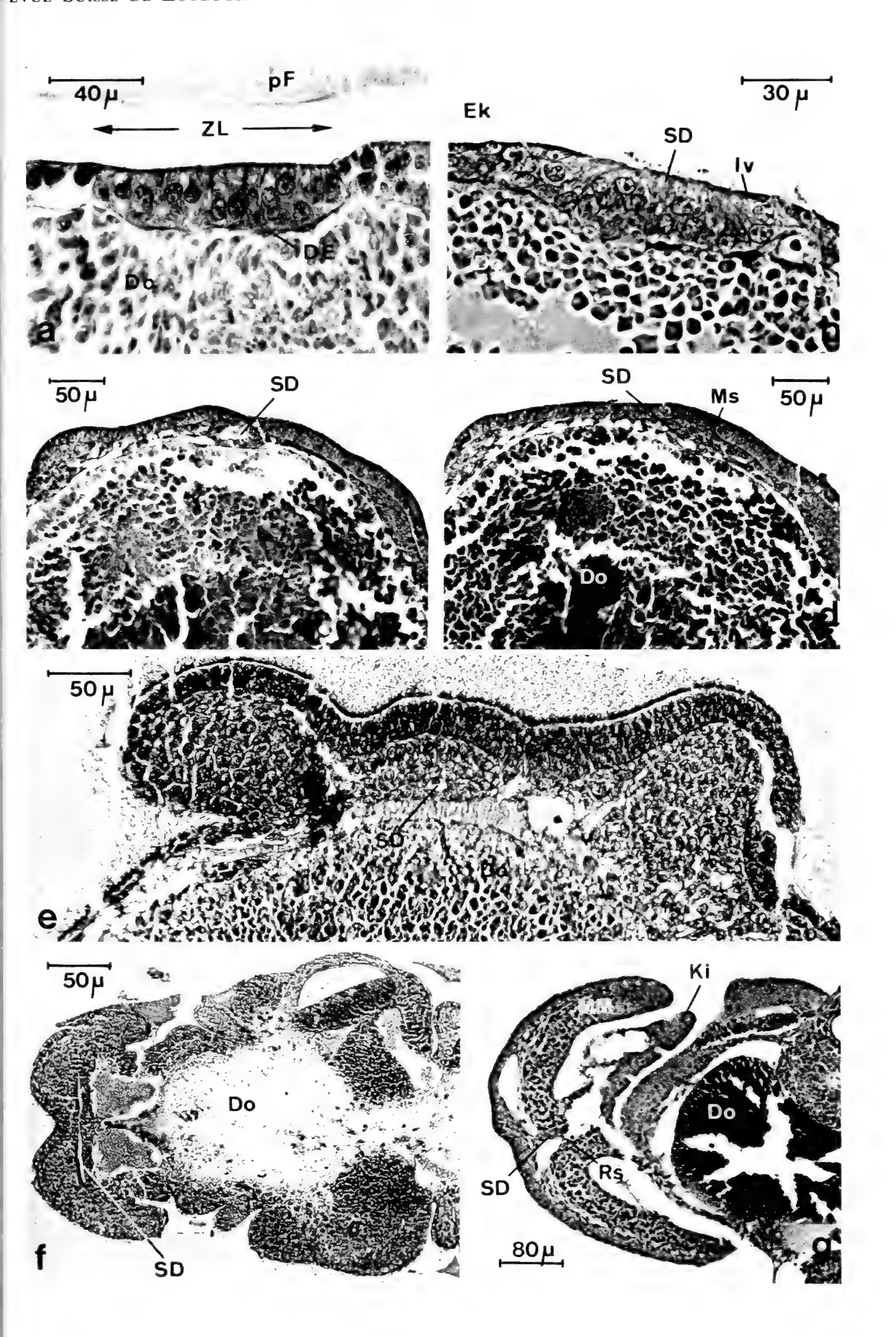

40 μ
pF
ZL
Ek
30 μ
SD
Iv
DE
Do
a
b
50 μ
SD
SD
Ms
50 μ
Do
d
50 μ
SD
Do
e
50μ
Do
SD
f
Ki
Do
SD
Rs
80μ
g

Abb. 10 *a*.

Frontalschnitt durch das hintere Körperende von *Octopus vulgaris*, Stadium XV. Links der frontal getroffene Hauptstrang der Schalendrüse, rechts deren cephaler Teil, welcher der Mantelmuskulatur auf der Aussenseite aufliegt.

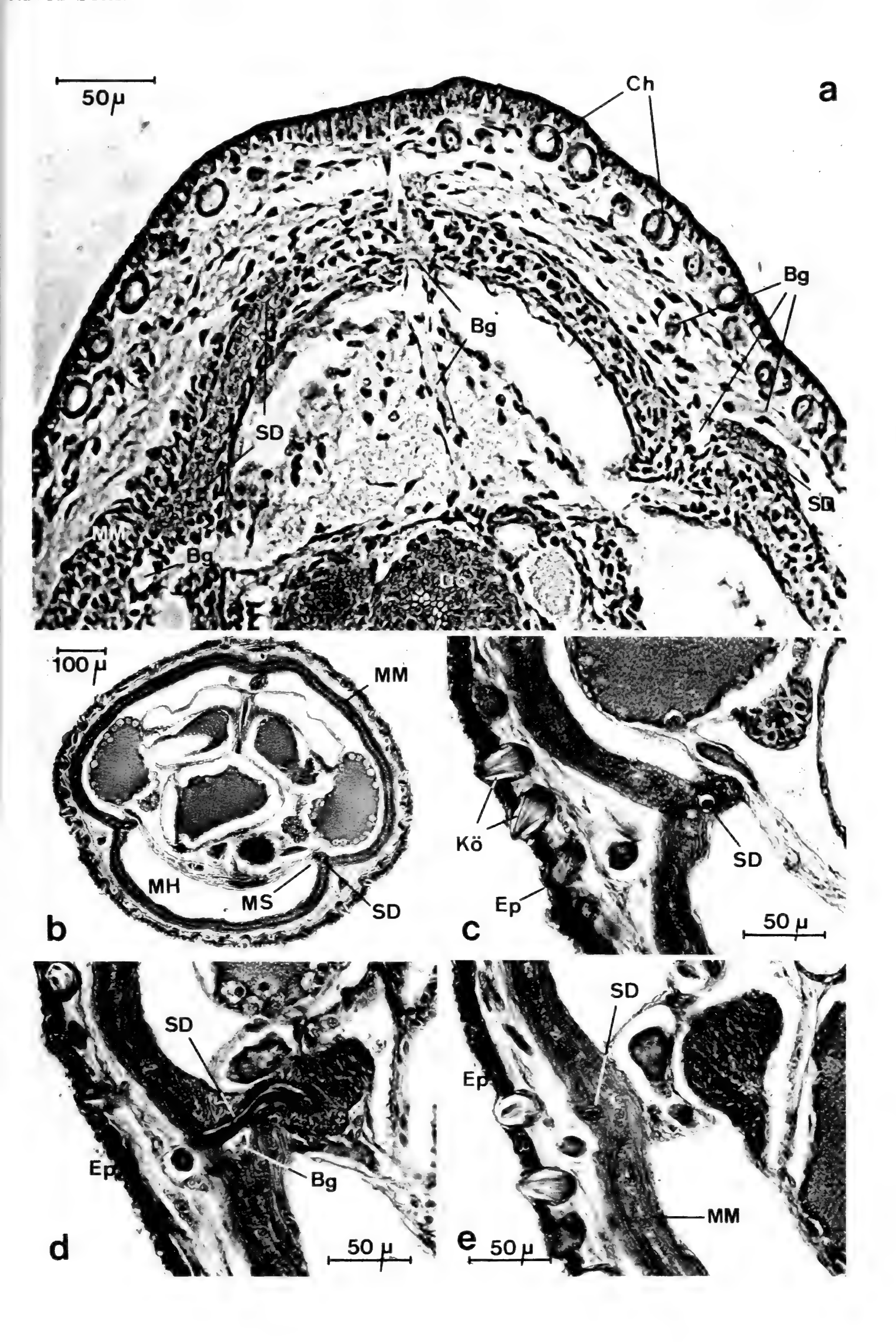
Abb. 10 *b*.

Octopus vulgaris, Stadium XVIII. Querschnitt durch das hintere Körperende.

Abb. 10 *c—e*.

Details der quer geschnittenen Schalendrüse von *Octopus vulgaris*, Stadium XVIII:

c. Schnitt durch den Hauptstrang.
d. Ansatzstelle der Kopf- und Trichterretraktoren zwischen den beiden Knickstellen.
e. Cephaler Schalensackteil, auf der Aussenfläche der pallialen Muskulatur verlaufend.



50 µ
Ch
a
Bg
Bg
SD
SD
MM
Bg
100 µ
MM
MH
MS
SD
b
Kö
SD
Ep
c
50 µ
SD
Ep
Bg
d
50 µ
SD
Ep
MM
e
50 µ

Tome 79, fasc. 1, nº 6: 227-233 — Mars 1972

Einige Beobachtungen über Habitat und Verhalten von *Platanista gangetica* (Roxburgh, 1801) in Ostbengalen und Indien

von

G. PILLERI
Hirnanatomisches Institut Waldau-Bern (Schweiz)

Mit 5 Abbildungen

Während einer Forschungsreise nach Ostbengalen, Nepal und in die Gegend von New Delhi im Jahre 1967, die mir von der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der Berner Hochschule ermöglicht wurde, habe ich u. a. Gelegenheit gehabt, einige Male den Gangesdelphin oder „Susu" (*Platanista gangetica* Roxburgh, 1801) zu beobachten. Da über die Biologie und das Verhalten dieser interessanten Cetaceenart noch viele Lücken bestehen (siehe Pilleri, 1970), möchte ich meine damaligen Beobachtungen im folgenden publizieren. Fräulein Dr. med. Cornelia Frischknecht bin ich für die grosse Hilfe während der ganzen Reise sehr zu Dank verbunden.

OSTBENGALEN

Hier habe ich am 28.1.1967 die Flusstrecken südlich von Dacca (Abb. 1) während einer Bootsfahrt untersucht. Ich hatte ein Motorboot („Pink Pearl" des Fishery Dep. in Dacca) zur Verfügung, das mit einer Geschwindigkeit von etwa 6—7 Knoten flussabwärts fuhr, um Chandpur zu erreichen. Die Gegend ist vollständig eben, die Flussufer sind sandig und erheben sich an manchen Stellen

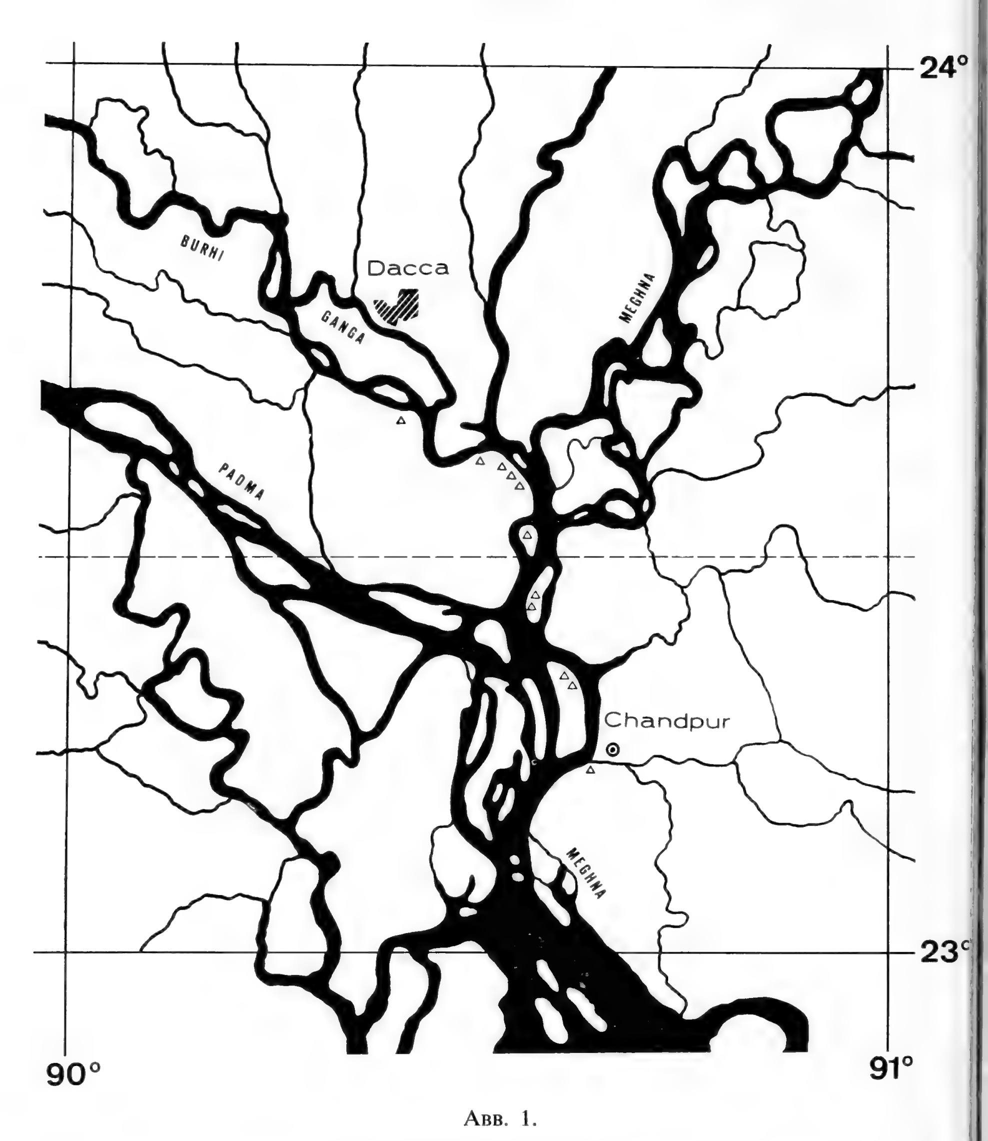


Abb. 1.

Karte der Dacca-Gegend, Ostbengalen mit dem Vorkommen von *Platanista gangetica* (△) zwischen Dacca und Chandpur.

nur wenig über die Wasseroberfläche, obwohl noch keine Monsoonzeit ist. Der Burhi Ganga, auf dem wir fuhren, ist ein östlicher Ast der Jamuna, welche eine direkte südliche Fortsetzung des Brahmaputra ist. Südlich von Dacca verläuft der Burhi Ganga zuerst eine Strecke gerade und beschreibt dann einige weite Kurven, bevor er in den vom NO kommenden Meghna einmündet. Weiter südlich vereinigt sich dieser mit dem breiteren Padma-river, welcher vom Westen her

zufliesst. Das Boot hielt sich vorwiegend auf der westlichen Seite des Flussbettes, und die Beobachtungen wurden auch nur auf dieser Seite, in den breiten Strecken des Flusses gesammelt. Der Tag war vollkommen klar; in der Mitte des Stromes blies stets eine sehr leichte Briese. Die Orte, an welchen *Platanista* gesichtet wurde, sind auf der Karte (Abb. 1) eingetragen. Der erste Delphin konnte gegen 10h gesichtet werden; er schwamm direkt vor dem Bug des Schiffes. Das Tier war grau bräunlich gefärbt am Rücken und tauchte sehr schnell auf um zu blasen. Das Blasen dauerte höchstens 2—3″. Dann verschwand das Tier sofort wieder in der Tiefe. Unter Wasser erfolgte eine Drehung der Schwimmrichtung. Eine nur angedeutete „Extrovertiertheit", wie ich es oft beim Delphin (*Delphinus delphis* L.) beobachtet habe (PILLERI und KNUCKEY, 1968), indem sich ein oder mehrere Delphine dem Schiff spontan nähern und oft vor der Bugwelle schwimmen oder springen, konnte ich bei *Platanista* nicht beobachten. Stets bewahrte das Tier, das meistens einzeln angetroffen wurde, eine ausgesprochene Fluchtdistanz, oder wenn es in der Nähe des Bootes auftauchte, blieb es selten und nur für einige Sekunden dort. Es verschwand sehr schnell wieder in der Tiefe des Flusses. Dieses plötzliche unberechenbare Erscheinen und Verschwinden einzelner Tiere ermöglichte keine photographischen Aufnahmen. Dass ein solches Verhalten von der Art des Bootes abhängig ist, scheint mir sicher. Langsam und entfernt von uns fahrende Segelboote (Abb. 2 A) lösen keine Flucht bei dem Tier aus; man konnte manchmal — leider nur in weiterer Entfernung — sehen, wie ein Segelboot von einem oder zwei Delphinen längere Zeit umkreist wurde, die langsamer auftauchten, 2—3″ bliesen, wieder tauchten, um nach etwa 15″ wieder zu blasen. Es war offensichtlich, dass ein störendes Motorgeräusch einen repulsiven Effekt beim Tier auslöste, das Tier sich jedoch in der Nähe langsam vorbeigleitender Segelboote ungestört fühlte. Zweimal konnte ich beobachten, wie das Tier mit dem ganzen Kopf aus dem Wasser ragte, wobei das charakteristische Profil des Delphins sehr deutlich zu sehen war. Zwischen Dacca und Chandpur wurden insgesamt 15 Delphine gesichtet und nur einmal ein Pärchen (♂ + ♀ ?), die deutlich eine längere Zeit näher beisammen schwammen. An den engeren Strecken des Flusses war das Tier häufiger, seltener hingegen in den breiteren, tieferen Abschnitten des Stromes. Bei manchen Fischerdörfern schwamm es im Flussgebiet direkt vor der Siedlung. Ein letztes Exemplar wurde kurz vor dem Eingang des Hafens von Chandpur beobachtet. In sämtlichen Flüssen ist das Wasser auch um diese Zeit von gelblicher Farbe und trüb. Sehr häuftig treibt an der Wasseroberfläche in grosser Menge die Wasserhyazinthe (*Eichhornia crassipes*, Abb. 2 B). Von Brasilien importiert, ist sie in den indischen Flüssen derartig gewuchert, dass sie zu einer richtigen Plage geworden ist.

Über das Vorkommen der *Platanista gangetica* in diesem Gebiet Ostbengalens habe ich von einem Fischereibiologen in Chandpur folgende Orte notiert bekommen:

1.	Dakatia River	Shakerhat (one mile south-east from fisheries campus)
2.	Dakatia River	Hazra
3.	Dakatia River	Shahatali
4.	Dakatia River	Paikdi (6 miles from Chandpur)
5.	Dakatia River	Algi pachgaon (10 miles from Chandpur, Faridganj P.S.)
6.	Dakatia River	Echalighat (3 miles from Chandpur)
7.	Dakatia River	Bagrabazar (to Chandra)
8.	Dakatia River	Matlab Bazar (to Amirabad)
9.	Dakatia River	Amirabad (to Nadalalapur)
10.	Meghna River	Nilkamal
11.	Padma River	Tarabonia (7 miles from Chandpur ghat)

Die grösste Anzahl Tiere wird in den Monaten Oktober und November angetroffen. Die Delphine werden nicht gefangen, sondern geraten nur gelegentlich in die Netze der Fischer und werden dann freigelassen. Eine ökonomische Verwendung des Delphins wie in alten Zeiten (Norman and Fraser, 1948) findet nicht mehr statt.

KARNAPUHLI RIVER

Ich habe die Gelegenheit gehabt, in der ersten Februarhälfte des Jahres 1967 nur das Gebiet von Rangamati zu untersuchen, wo der Karnapuhli Fluss mit einem Staudamm versehen wurde. Nach Angaben ostpakistanischer Fischereioffiziere kommen Susus im Karnapuhli vor, aber heutzutage nur mehr im gestauten Abschnitt des Flusses. Der Karnapuhli River mündet in einen langen Kanal, der sich in die Bucht von Bengalen ergiesst. Er hat auch im nördlichen Gebiet keine Verbindungen mit dem Strombett des Brahmaputra.

Im Rangamati ist nach der Bildung des Staudammes eine kleine Fischerei entstanden. Hier werden mit traditionellen Fischerbooten vorwiegend Karpfen gefangen (Abb. 3 A und B). Nach Angaben der Fischereileute in Dacca und Rangamati wurde ein Susu 1966 mit dem Netz gefangen und einige Tage im Dorf ausgestellt. Das Tier war etwa 1,5 m lang.

Es wurde uns nur erlaubt, die Gewässer unmittelbar um Rangamati mit einem Motorboot zu explorieren, da die nördlichen und östlichen Teile des Sees gegen die birmanische Grenze damals für die Ausländer verboten waren. Die Seelandschaft ist wie im übrigen Hills Tract sehr charakteristisch durch ihre hohen Ufer, die u. a. mit üppiger Vegetation aus Teakbäumen und wilden Bananen bedeckt sind (Abb. 4 A und B). Der See ist reich an Mosquitolarven und Plankton, das Wasser ist trüb. Obwohl wir zwei Wochen lang beinahe täglich auf dem See

kreuzten, bekamen wir in dieser ganzen Zeit keine Flussdelphine zu sehen. Es ist anzunehmen, dass die Delphine des Karnapuhli sich in den nördlichen und östlichen Teilen des Sees, weit weg vom Staudamm und in weniger tiefen Gewässern aufhalten und die Einmündungen der Flüsse mit langsamer Strömung vorziehen.

GANGES UND JUMNA

Im Jahre 1966 erhielt ich den Kopf einer subadulten weiblichen *Platanista gangetica* zur Untersuchung, deren Gehirn leider ziemlich autolytisch war (Pilleri, 1966). Das Tier wurde im Jumno gefangen und war angeblich noch lebend in Delhi zum Verkauf angeboten worden. Genaue Angaben über Art und Ort des Fanges konnte ich nicht eruieren. Die *Platanista*-Biotope am Jumno und Ganges sind denen der Daccagegend Ostbengalens etwas ähnlich. Der Jumno hat eine langsame Strömung. Die Ufer sind vollständig kahl und sandig. Am Ganges (Abb. 5 A und B) ist die Strömung stärker; das Wasser ist in beiden Flüssen undurchsichtig, aber nicht so trüb wie im Deltagebiet des Brahmaputra. Zur Zeit meines Besuches herrschten leichte Sandstürme. Es war deshalb nicht möglich, trotz langdauernder Beobachtungen mit dem Feldstecher, vom Ufer aus Susus zu sehen. Wegen der äusserst bescheidenen Verhältnisse lokaler Fischerdörfer gelang es auch nicht, den Fluss zu überqueren.

BEMERKUNGEN

Von den untersuchten Biotopen konnte *Platanista gangetica* nur in der Flusstrecke des Burhi Ganga zwischen Dacca und Chandpur gesichtet werden.

Das Motorgeräusch fahrender Boote übt einen repulsiven Effekt auf das Tier aus und vertreibt es, im Gegensatz zu marinen Delphinarten (*Delphinus*, *Stenella*), die sich dem Schiff nähern und im Strudel der Bugwelle schwimmen. Langsam fahrende Segelboote haben keinen repulsiven Effekt auf *Platanista*. Das Blasen dauert 2—3″, die Tauchzeit beträgt bei normaler Navigation etwa 15″. Manchmal taucht das Tier in vertikaler Richtung mit dem ganzen Kopf aus dem Wasser empor und verweilt in dieser Position ganz kurz. Dieses Verhalten ist aber nicht artspezifisch und erinnert sehr an frühere Beobachtungen von uns an *Grampus griseus* und *Globicephala melaena* im westlichen Mittelmeer (Pilleri und Knuckey, 1968).

Zusammenfassung

Es werden einige Beobachtungen über *Platanista gangetica* (Gangesdelphin) mitgeteilt, die in Ostbengalen und am Ganges bei Delhi angestellt wurden. Das Tier wird meistens in Einzelexemplaren augetroffen. Das Blasen erfolgt nach einer Tauchzeit von 15″ und dauert etwa 2″ bei normalem Schwimmen. Motorbooten gegenüber bewahrt das Tier eine ausgeprägte Fluchtdistanz (-tendenz), was bei Segelschiffen nicht der Fall ist.

Riassunto

Si comunicano alcune osservazioni sul comportamento e l'habitat del delfino fluviatile gangetico (*Platanista gangetica*) fatte nel Bengala orientale, sul Jumno e sul Gange. Questo cetaceo non si dimostra gregarigeno. L'atto respiratorio dura in condizioni normali di navigazione 2″ dopo un'immersione di circa 15″. Barche a motore esercitano un effetto repulsivo sull'animale che si allontana rapidamente, mentre invece avvicina spontaneamente barche a vela. Fu osservata a volte un'emersione in posizione verticale della testa. Il movimento non è però specifico, dato che si osserva pure in alcuni denticeti marini.

Résumé

Quelques observations ont été faites sur le comportement du dauphin du Gange (*Platanista gangetica*) au Bengale oriental, dans la Jamna et dans le Gange. Ce cétacé n'est pas grégaire. Dans des conditions normales, la respiration dure 2″, mais 15″ après une plongée. Les bateaux à moteur éloignent l'animal qui s'en va rapidement, alors qu'au contraire il s'approche spontanément des barques à voile.

LITERATUR

Anderson, J. 1878. *Anatomical and zoological researches; comprising an account of the zoological results of the two expeditions to Western Yunnan in 1868 and 1875 and a monograph of the two cetacean genera, Platanista and Orcella.* B. Quaritch, London.

Norman, J. R. and F. C. Fraser. 1948. *Giant fishes, whales and dolphins.* Putnam, London.

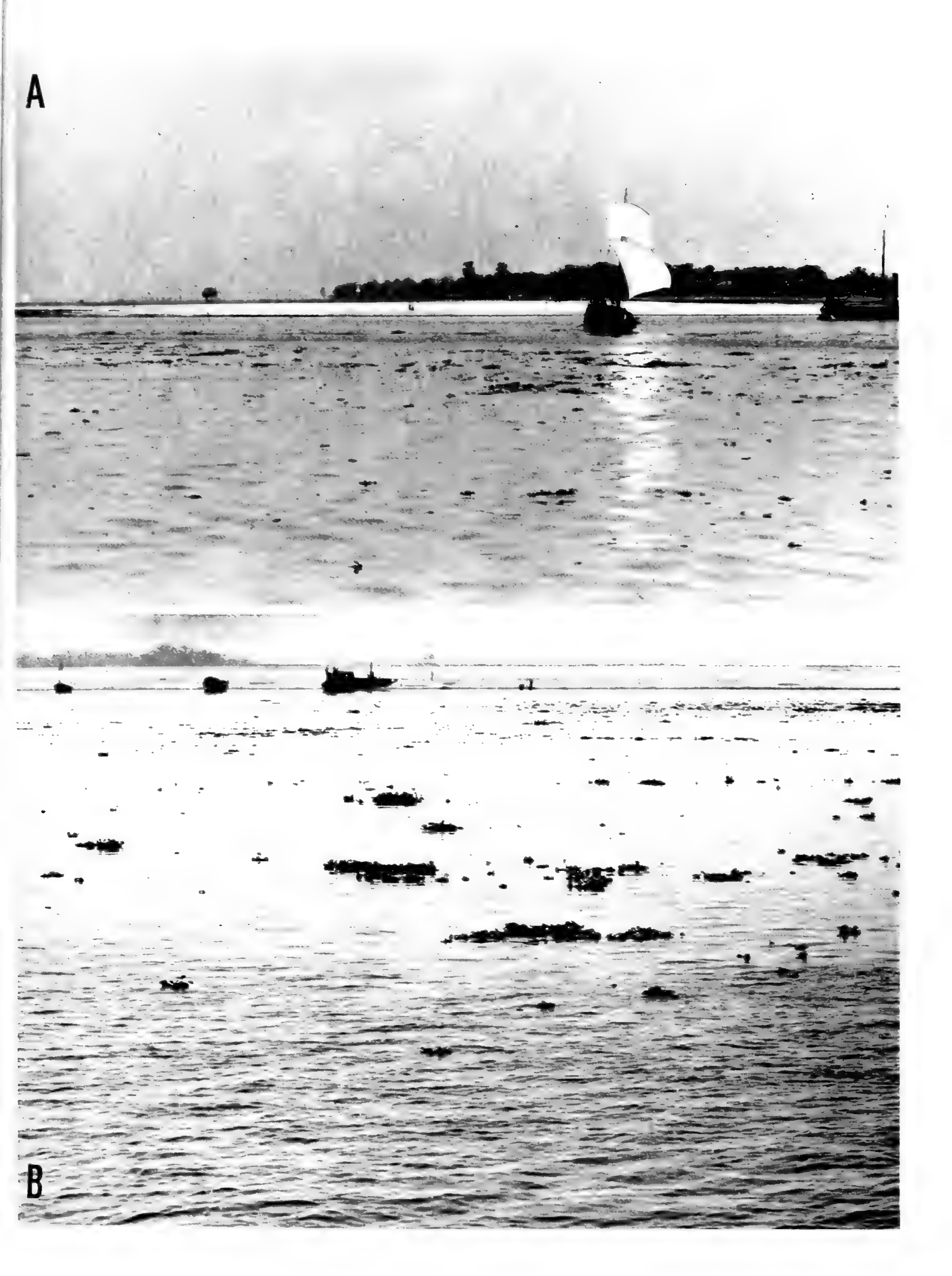


ABB. 2.

A, B: Biotop des Gangesdelphins im Burhi Ganga.
Auf der Wasseroberfläche freischwimmende *Eichhornia crassipes*. Aufnahmen des Verf.

A

Abb. 3.

A: Rangamati-See. Abbruchufer in der Nähe des Circuit House, Rangamati.
B: Typisches Fischerboot des Karnapuhliflusses. Aufnahmen des Verf.

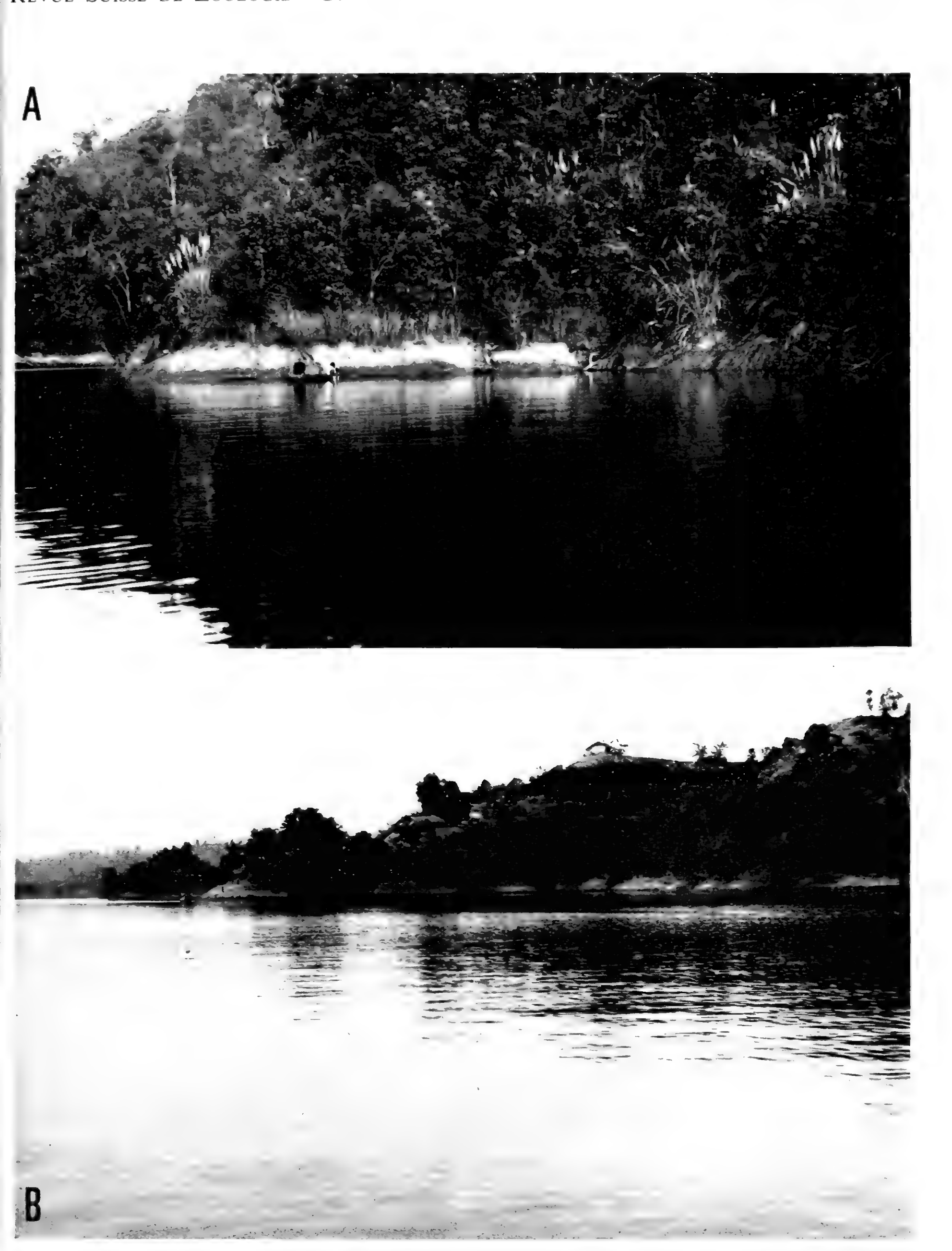


ABB. 4.

A, B: Biotope: Stausee von Rangamati (Fluss Karnapuhli). Aufnahmen des Verf.

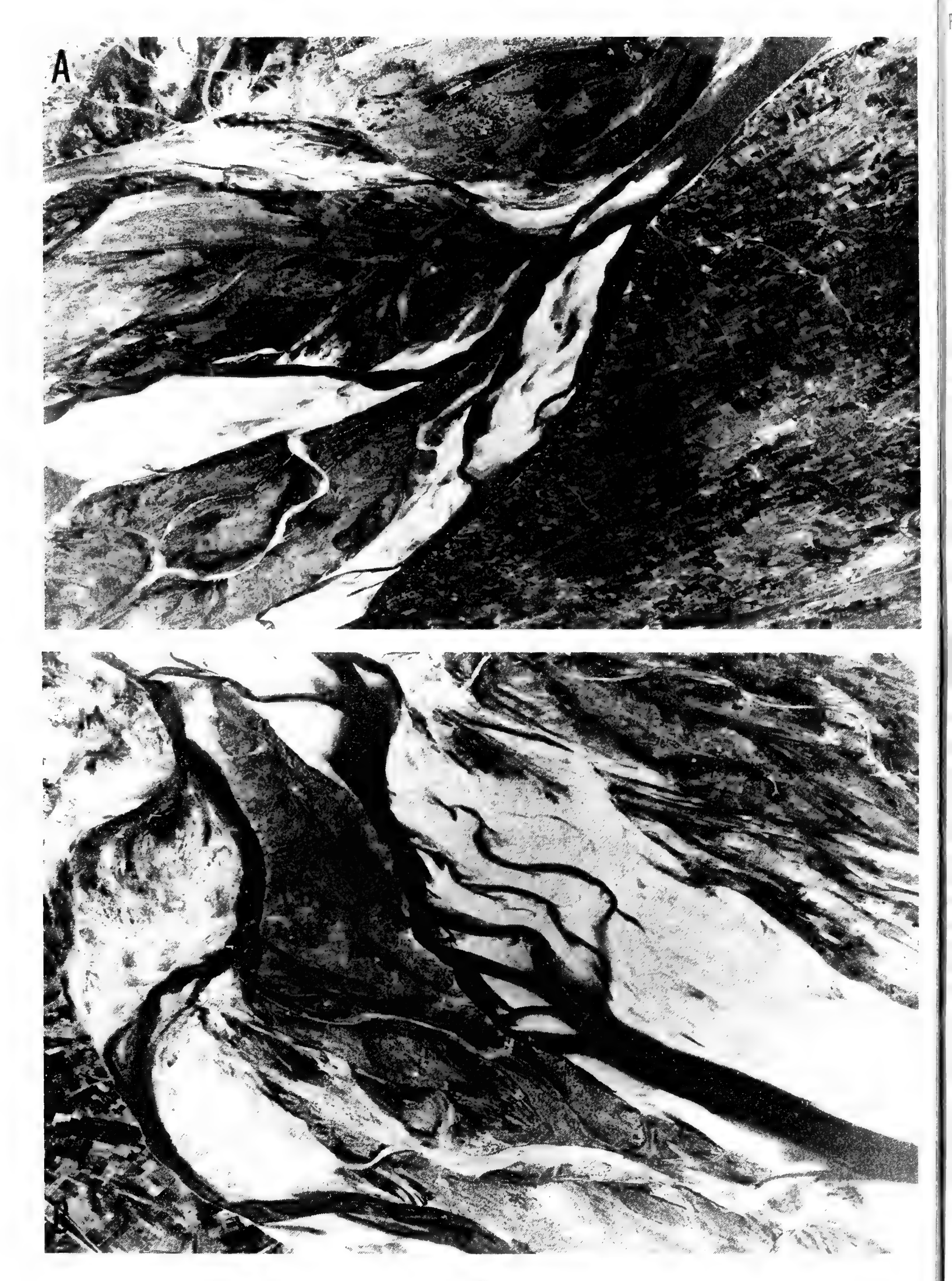


ABB. 5.

Ganges Tal zwischen Delhi und Allahbad, Februar 1967. (Flugaufnahme des Verf.).

PILLERI, G. 1966. *Über die Anatomie des Gehirnes des Gangesdelphins Platanista gangetica.* Rev. suisse Zool. 73: 113-118 + Taf. I-III.

— 1970. *Observations on the Behaviour of Platanista in the Indus and Brahmaputra Rivers.* In: *Investigations on Cetacea.* Ed. by G. PILLERI, Vol. II: 27-60, Berne.

— und J. KNUCKEY. 1968. *Das Verhalten einiger Delphinidae (Delphinus delphis, Stenella styx, Tursiops truncatus, Globicephala melaena, Grampus griseus und Pseudorca crassidens) im westlichen Mittelmeer.* Atti Mus. Stor. Nat. Trieste 26: 31-76 + Taf. I-XXVIII.

Tome 79, fasc. 1, n° 7: 235-252 — Mars 1972

Hematological, plasmatic and urinary values of three species of cetaceans belonging to the family Platanistidae [*Inia geoffrensis* (de Blainville, 1817); *Platanista indi* (Blyth, 1859); and *Platanista gangetica* (Roxburgh, 1801)]

by

T. De MONTE and G. PILLERI
Brain Anatomy Institute, University of Berne (Switzerland)

With 4 figures and 4 tables

In February 1968 four specimens of *Inia geoffrensis* were caught in the Rio Ibarè, a tributary of the Rio Mamorè (Beni, Bolivia), during an expedition to the Amazon organized and led by G. Pilleri.

In December of the following year a second expedition to India and Pakistan provided 12 specimens of *Platanista indi* and *P. gangetica* (PILLERI, 1969*a*, 1969*b*, 1970*a*, 1970*b*).

Apart from a few anatomical data and scattered ecological observations, little has been known up till now of the composition of the biological liquids of river odontocetes. Knoll (1932*a*) investigated blood smears taken from *Inia* (probably the pregnant ♀ specimen referred to in his paper of 1939 in which he also described the examination of an embryo of 46 cm in length).

The aims of the present paper are to supplement the inevitably incomplete hematological findings of Knoll for *Inia*, to investigate the nucleated blood cells of *Platanista* and to compile a brief survey of the values of some plasmatic (blood urea, total proteinemia and electrophoretic fractions of the plasmapro-

teins and total and fractioned cholesterol) and urinary (osmolality, pH, urea, glucose, Na, Cl, K, examination of urinary sediment) constituents. This will permit a comparison between these river species based on values determined by identical methods.

MATERIAL AND METHODS

The following animals were investigated (numbering of the collection of the Brain Anatomy Institute, Berne):

Inia geoffrensis (De Blainville, 1817)

1 ♂; No. 417, 17 kg and 3 ♀♀; No. 418, 57.18 kg; No. 419, 67.55 kg; No. 420, 26 kg, captured at Puerto Almacien, Beni, Bolivia.

Platanista indi (Blyth, 1859)

2 ♂♂: No. 454, 21 kg; No. 455, 15 kg and 3 ♀♀: No. 453, 18 kg; No. 456, 14.5 kg; No. 457, 10,4 kg, captured in the Indus river, near Sukkur, Pakistan.

Fig. 1.

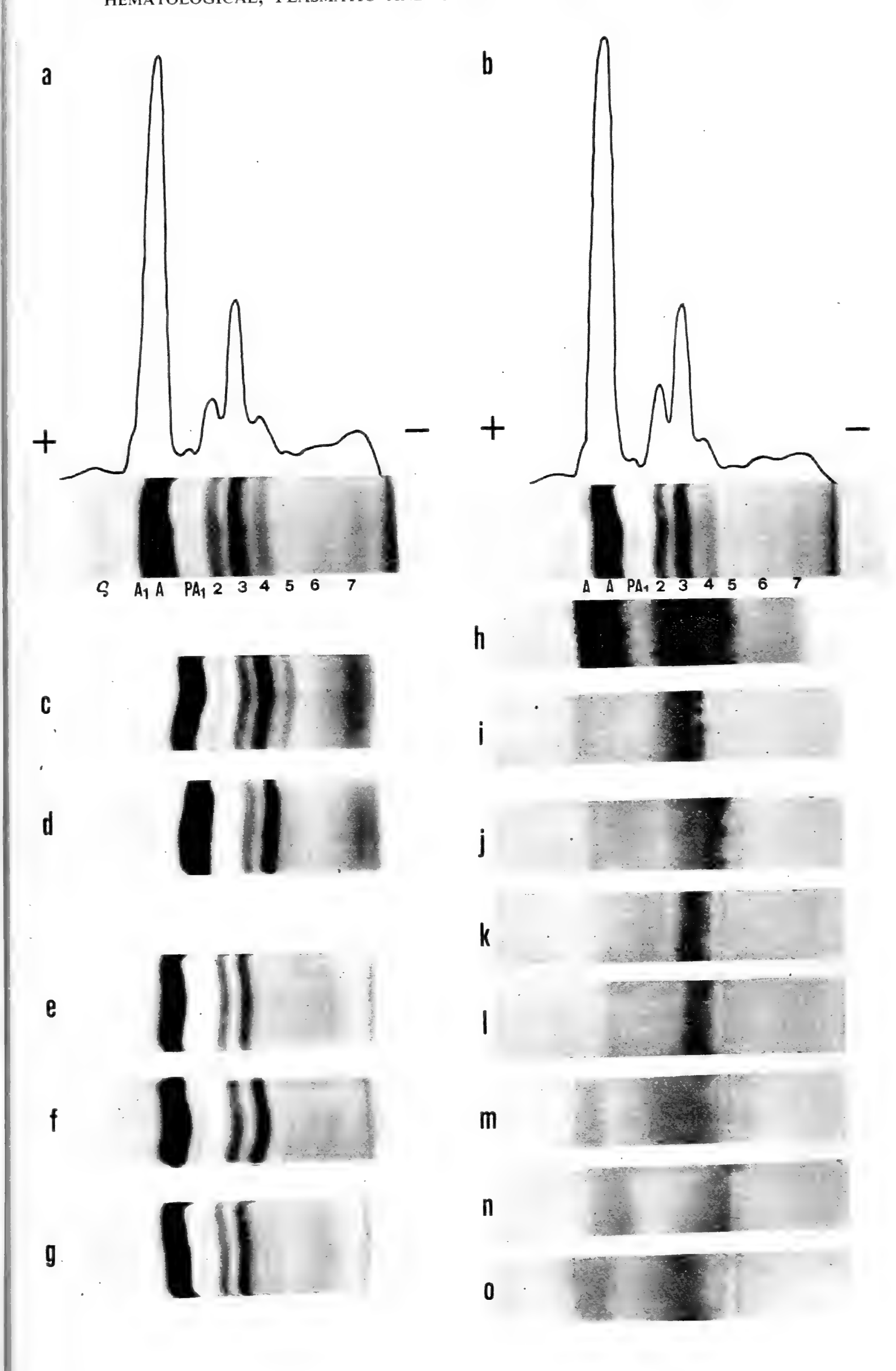
Densitograms and electrophoretic smears (cellulose acetate gel) of:
Platanista indi a: No. 453 ♀; b: No. 454 ♂; c: No. 455 ♂; d: No. 456 ♀.
Platanista gangetica e: No. 461 ♀; f: No. 463 ♀; g: No. 464 ♀.
Electrophoretograms on paper (h: plasmaprotein staining, the rest: lipoprotein staining) of the plasma of:
Platanista indi h, i: No. 454 ♂; j: No. 453 ♀; k: No. 455 ♂; l: No. 456 ♀.
Platanista gangetica m: No. 461 ♀; n: No. 463 ♀; o: No. 464 ♀.

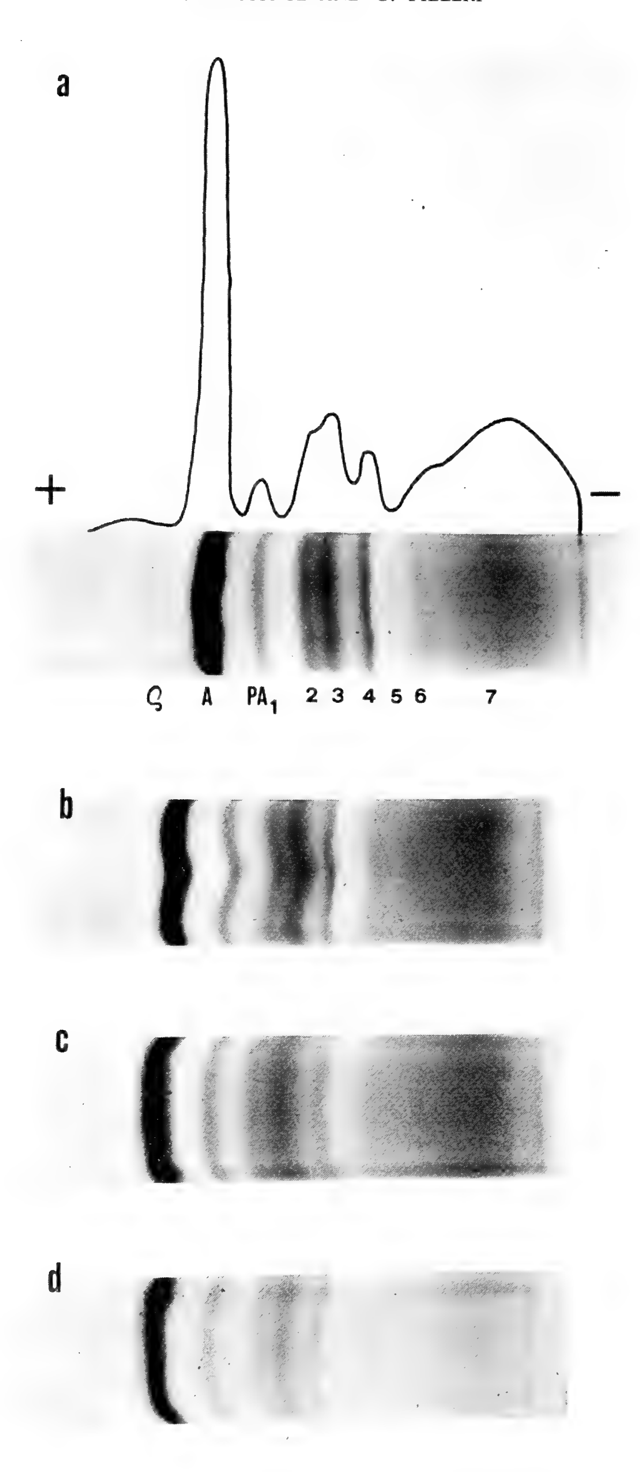
Fig. 2.

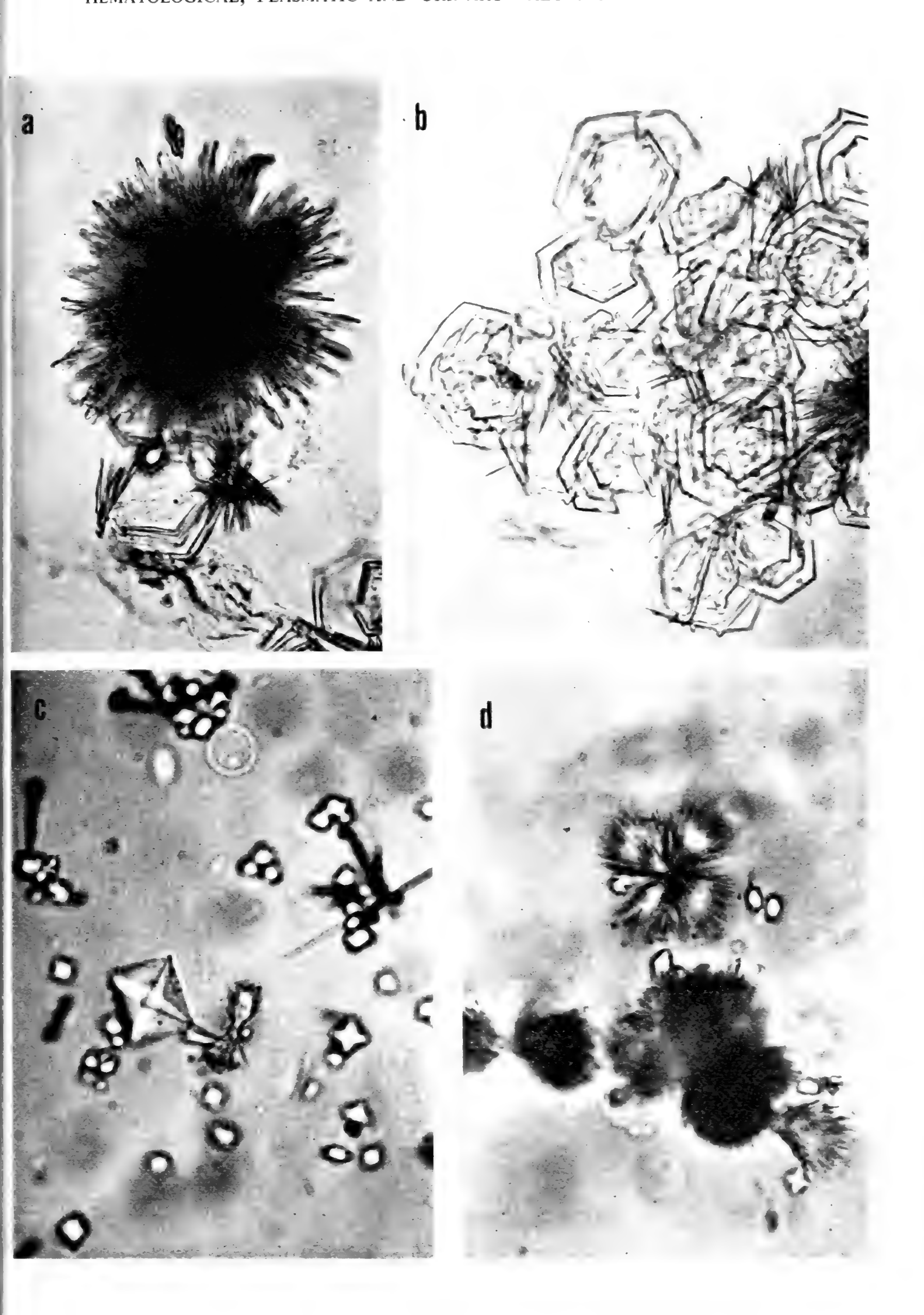
Densitogram and electrophoretic smears of the plasma of *Inia geoffrensis*.
a: No. 419 ♀; b: No. 417 ♂; c: No. 418 ♀; d: No. 420 ♀.

Fig. 3.

Crystals found in the urine of Platanistidae.
a: *Inia geoffrensis*, No. 417 ♂. Dibasic calcium phosphate crystals linked in rosette form and some crystals resembling xanthine. b: *Inia geoffrensis*, No. 417 ♂. Crystals resembling xanthine and isolated dibasic calcium phosphate crystals. c: *Platanista indi*, No. 456 ♀. Calcium oxalate crystals and isolated dibasic calcium phosphate crystals. d: *Platanista indi*, No. 456 ♀. Needle-shaped dibasic calcium phosphate crystals linked in rosette form and isolated calcium oxalate crystals.


a
b
+
−
+
−
S A1 A PA1 2 3 4 5 6 7
A A PA1 2 3 4 5 6 7
c
d
e
f
g
h
i
j
k
l
m
n
o


a
+
−
ς
A
PA1
2 3 4 5 6
7
b
c
d


a
b
c
d

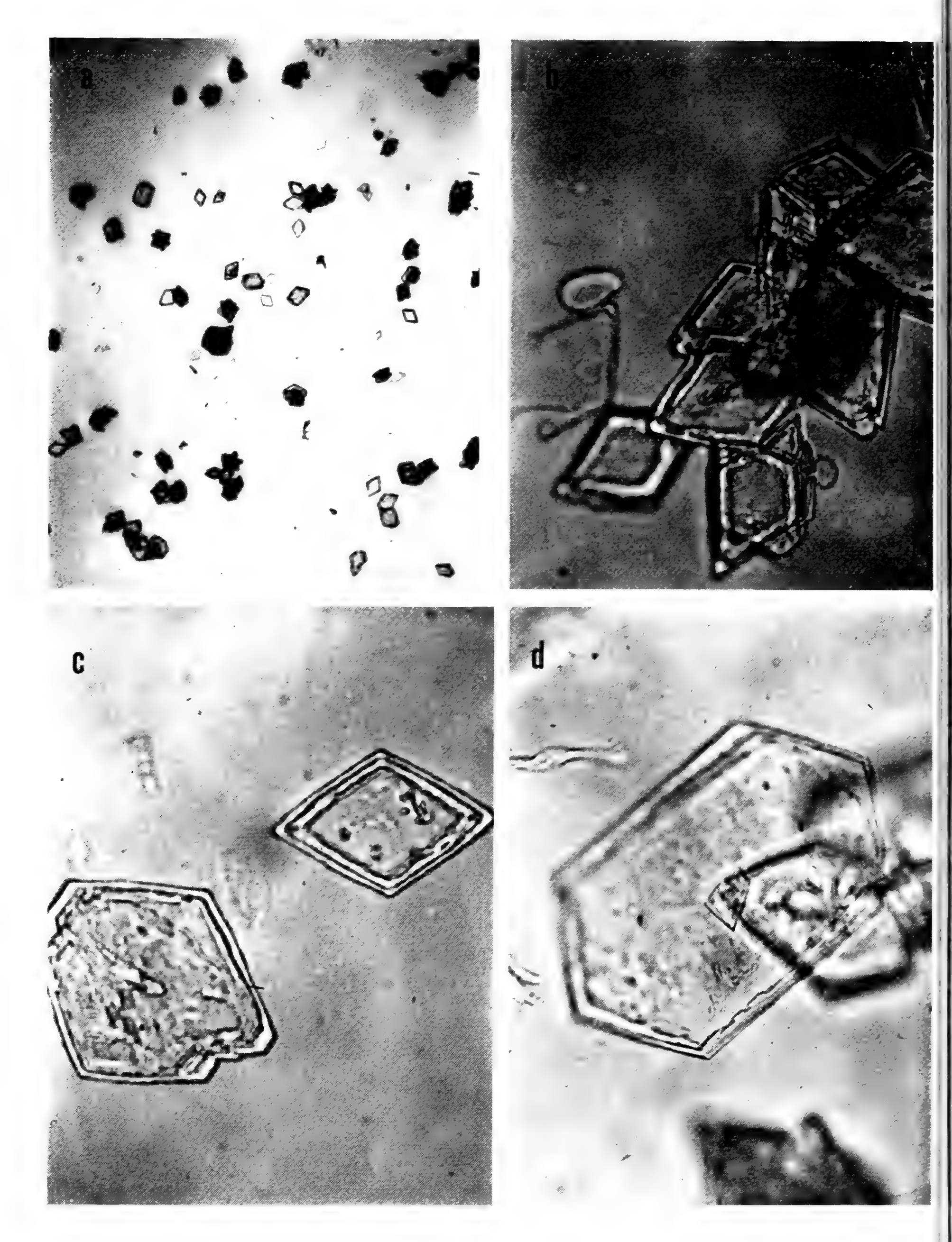


FIG. 4.

Crystals found in the urine of *Platanista gangetica*, No. 490 ♂.
a: slightly enlarged view of crystals resembling xanthine (mostly rhomboid in shape);
b, c, d: greater magnification of the same crystals.

Platanista gangetica (Roxburgh, 1801)

2 ♂♂: No. 460, 56 kg; No. 462, 59,5 kg and 4 ♀♀; No. 459, 62 kg; No. 461, 51 kg; No. 463, 83.5 kg; No. 464, 66 kg, captured in the Gela Bil River (Brahmaputra), Assam, India.

The blood was taken from freshly killed animals (15' to 2 hours). EDTA was added as anticoagulant and " Cialit " as preservative. Blood and marrow smears were taken on the spot. Some of the blood was preserved in toto while some was centrifuged and the plasma put straight into test tubes. The urine was also put into tubes immediately after collection that was effected through incision of the bladder. This material was then dispatched to the Laboratory by air mail.

The methods used for the investigations have already been described in previous works (De Monte and Pilleri, 1968 *a*, *b*, *c*, 1970 *a*, *b*, 1971).

LEUKOCYTES IN THE PERIPHERAL BLOOD

Values for *Inia* and the two species of *Platanista* examined by us are set out in Table 1. It was not possible to perform a leukocyte count in the latter.

A comparison between our results and those communicated by Knoll (1932*a*) brings to light a marked difference in the percentage of the different type of leukocytes. The mean value calculated by us was based on the examination of the four specimens of *Inia*.

It is interesting to note the considerably larger number of neutrophilic granulocytes found by us (69.88%; Knoll: 34%) and the lower number of lymphocytes (15.87%; Knoll: 41%).

Circulatory erythroblasts that were not observed by Knoll, who on the contrary remarked on their absence (1939), were present in all four specimens.

The percentage of eosinophilic granulocytes and monocytes was lower than that indicated by Knoll.

High values were also calculated for the neutrophilic granulocytes of *Platanista*. The mean value of the findings for all the specimens of the two species was 80.25% and is the highest calculated to date for cetaceans (S. Andersen, 1968; De Monte and Pilleri, 1968*a*, 1970*a*; Medway and Geraci; Medway and Moldovan; Morimoto et al., 1921; Newman and McGeer, 1926; Quay, 1954; Ridgway, 1965; Ridgway et al. 1968).

A comparison of the percentage values of the different types of leukocytes found in the two species of *Platanista* brings to evidence a marked difference in the percentage of eosinophilic granulocytes. It should, however, be borne in mind that the *P. indi* are subadult specimens and that nothing is known of the

TABLE I.

Leukocytes in the peripheral blood of Inia geoffrensis, Platanista indi *and* Platanista gangetica
N : neutrophilic granulocytes, B : basophilic granulocytes, E : eosinophilic granulocytes, L : lymphocytes, M : monocytes, O : other nucleated cells (erythroblasts)

Species	N° and Sex	Leuko-cytes /mm²	N	B	E	L	M	O
Inia geoffrensis	417 ♂	9.800	73,5	0	10,5	12	2,5	1,5
	418 ♀	8.800	70	0	16,5	10,5	2,5	0,5
	419 ♀	7.200	64	0	7	25	2	2
	420 ♀	7.500	72	0	10	16	1	1
Mean values		8.325	69,88	0	11	15,87	2	1,25
Platanista indi	453 ♀	—	78	0	3	14	5	0
	454 ♂	—	87	0	1	7	4	1
	456 ♀	—	90	0	3	5	2	0
	457 ♀	—	88	0	2	8	2	0
Mean values of *P. indi*			85,75	0	2,25	8,5	3,25	0,25
Platanista gangetica	459 ♀	—	72	0	9	17	2	0
	461 ♀	—	70	0	15	13	1	1
	463 ♀	—	70	0	18	10	2	0
	464 ♀	—	87	0	3,5	7	2,5	0
Mean values of *P. gangetica*			74,75	0	11,37	11,75	1,88	0,25
Mean values of Gen. *Platanista*			80,25	0	6,81	10,12	2,57	0,25

variability in the percentages of the individual classes of leukocytes at different ages in cetaceans. It would be interesting to check the validity of this finding by a series of investigations and hence to contribute to the elucidation of the well known " eosinophilia " of cetaceans.

If the results obtained for *Inia* are compared with those obtained for the two species of *Platanista*, it can be seen that in the latter genus only the percentage of neutrophilic granulocytes increases to the detriment of the lymphocytes.

PLASMAPROTEIN FRACTIONS

The plasmaprotein fractions observed in *Inia* and *Platanista* have already been described in a previous work (DE MONTE and PILLERI, 1971). The present paper contains data on each of the individual specimens examined (table II).

TABLE II

Total proteinemia and percentage values of the plasmaprotein fractions separated by electrophoresis on cellulose acetate gel in Inia geoffrensis, Platanista indi *and* Platanista gangetica

σ prealbumin, A_1 : rapid albumin fraction, A : albumin, PA : postalbumin globulin fractions, A/G : albumin/globulin ratio ($A = \sigma + A_1 + A$).

Species	N° and Sex	Weight kg	Total protein g/100 m³	ρ	A 1	A	PA 1	2	3	4	5	6	7	A/G
Inia geoffrensis	417 ♂	17	7,45	1,92	—	30,15	3,83	5,21	9,20	4,00	1,10	7,20	37,39	0,47
	418 ♀	57,185	7,30	1,78	—	30,42	4,12	5,11	8,40	3,92	0,98	6,92	38,35	0,47
	419 ♀	67,557	8,20	2,10	—	29,52	4,20	6,25	8,51	5,50	1,56	6,54	35,82	0,46
	420 ♀	26	7,45	1,61	—	31,70	3,92	4,95	8,78	3,85	1,22	6,72	37,25	0,49
Mean values		41,928	7,60	1,8525	—	30,4476	4,0175	5,38	8,7225	4,3175	1,215	6,845	37,2025	0,4725
Platanista indi	453 ♀	18	8,62	3,66	1,27	41,86	3,88	7,38	14,48	6,57	2,77	8,05	10,08	0,87
	454 ♂	21	8,73	2,98	1,61	45,08	3,06	9,84	15,64	5,57	1,69	6,13	8,40	0,98
	455 ♂	15	8,53	2,10	1,45	40,35	3,90	8,40	15,30	7,04	0,82	8,28	12,36	0,78
	456 ♀	14,5	8,76	3,16	1,12	50,08	1,85	7,25	14,40	4,52	1,35	6,87	9,40	1,19
Mean values		17,125	8,66	2,975	1,3625	44,3425	3,1715	8,2175	14,955	5,925	1,6575	7,3325	10,06	0,955
Platanista gangetica	461 ♀	51	8,56	2,47	1,70	52,10	2,08	8,25	12,40	3,05	4,35	5,50	8,10	1,28
	462 ♂	59,5	8,73	2,56	1,64	57,90	2,06	5,54	11,00	1,95	2,67	5,85	8,83	1,63
	463 ♀	83,5	8,76	3,97	2,60	54,70	2,74	7,67	10,14	3,83	3,43	3,70	7,22	1,58
	464 ♀	66	8,45	3,09	1,90	50,50	2,32	6,58	12,38	2,98	2,94	6,34	11,12	1,24
Mean values		65	8,625	3,022	1,96	53,80	2,30	7,01	11,48	2,9525	3,3475	5,3475	8,8175	1,4325

The percentage values determined for the individual fractions in *Inia* were relatively homogeneous in all four specimens. As regards the genus *Platanista*, the above paper (DE MONTE and PILLERI, 1971) contained a description of the plasmaprotein fractions based on data pertaining to specimen N°. 454 captured in the Indus. The analysis of the plasmaprotein fractions of all the specimens caught in the Indus and the Gela Bil River (Brahmaputra) has brought to light a small but constant difference in some values.

A comparison between the mean values of the individual fractions calculated for animals caught in the Indus *(P. indi)* and the mean values of specimens from the Gela Bil River (*P. gangetica*) provides further proof of the specific diversity of the cetological populations of the Indus and Ganges, established by PILLERI and GIHR (1971) on the basis of craniological differences.

The differences brought to evidence by electrophoretic separation may be summarized as follows:

Platanista indi. Albumin equal to or less than 50% and resulting albumin/globulin ratio equal to or less than 1; the relative percentage ratio of the PA2 and PA3 fractions (PA2 + PA3 = 100) is PA2 = 35.46%, PA3 = 64.54% and the $\frac{PA2}{PA3}$ ratio, 1.807.

Platanista gangetica. Albumin more than 50% and and A/G ratio more than 1. The relative percentage ratio of the PA2 and PA3 fractions is PA2 = 37.92%, PA3 = 62.08% and the $\frac{PA2}{PA3}$ ratio = 1.495.

Here again it should be pointed out that the *P. gangetica* specimens are all distinctly larger than the *P. indi* specimens and so far it is not known, or at least only very approximately, to what extent the plasmaprotein fractions vary in cetaceans as a function of age. A series of tests are needed to confirm or refute our present data on the river cetaceans of the Indian subcontinent.

As we have already pointed out, marked differences exist between the plasmaprotein fractions of *Inia* and *Platanista.*

For the description of the lipoprotein fractions identified by the Lees and Hatch method of electrophoretic separation on paper, reference should be made to previous reports.

BLOOD UREA

Data pertaining to the specimens examined are set out in Table 3.

The blood urea values are notoriously high in cetaceans (S. ANDERSEN; EICHELBERGER et al; MALVIN & RAYNER; MEDWAY & MOLDOVAN; MEDWAY &

TABLE III

Blood urea values, total and fractioned cholesterol values and ratios between the fractions and cholesterol total in Inia geoffrensis, Platanista indi *and* Platanista gangetica

Species	N° and Sex	Urea (g ‰)	Cholesterol (mg 100 ml of plasma) Total—	Esteri-fied—	Free—	Esteri-fied / Total	Free / Total
Inia geoffrensis	417 ♂	0,990	285	225	60	0,789	0,210
	418 ♀	—	265	205	60	0,773	0,226
	419 ♀	0,784	300	230	70	0,766	0,233
	420 ♀	0,727	305	235	70	0,770	0,229
Mean values		0,834	288,75	223,75	65	0,7745	0,2245
Platanista indi	453 ♀	1,805	230	155	75	0,673	0,326
	454 ♂	1,375	260	160	100	0,614	0,384
	455 ♂	1,419	250	170	80	0,680	0,320
	456 ♀	1,031	240	170	70	0,708	0,292
	457 ♀	1,842	280	160	120	0.571	0,428
Mean values		1,4944	252	163	89	0,6495	0,350
Platanista gangetica	461 ♀	1,879	270	160	110	0,592	0,407
	462 ♂	2,432	250	170	80	0,680	0,320
	463 ♀	1,775	270	180	90	0,666	0.333
	464 ♀	1,953	285	185	100	0.649	0,350
Mean values		2,00975	268	173	95	0,6465	0,3525

GERACI; NEWMAN & MCGEER; RIDGWAY, 1965; RIDGWAY et al., 1968). This may be due either to the predominantly proteinic diet or to the need to maintain, in an organism constantly immersed in water, an osmotic balance with the environment. The electrolytes that have been found to resemble both in quality and quantity those identified in Man (S. ANDERSEN; EICHELBERGER et al.; MEDWAY & MOLDOVAN; MEDWAY & GERACI; MALVIN & RAYNER; RIDGWAY, 1965; RIDGWAY et al., 1968) could not, by themselves, provide sufficient compensation for the considerable differences in osmotic pressure between the body of the animal and its environment (river or sea water) where electrolytic concentrations vary.

The protein and lipid metabolism of cetaceans is considerably more active than that of terrestrial mammals due, on the one hand, to the energy required by the muscular masses that are continuously in motion, and on the other, to the necessity of maintaining body temperature at an adequate level regardless of the thermic condition of the water in which the animal is immersed (Slijper).

It should also be pointed out that the values calculated by us reflect the mode of capture of the animal. There is no doubt that stress and trauma result in higher blood urea levels. We are in possession of data that has not yet been published on *Delphinus* and *Stenella*, some of which were captured with a harpoon and some by electroanesthesia. These data show that the mean blood urea values in the animals captured by the latter method are slightly lower than those found in harpooned animals.

The mean blood urea values calculated by us for *Inia* are less than 1 g‰. These are the lowest values found by us to date in the different species of cetaceans examined by identical methods (*Inia*, *Platanista*, *Stenella*, *Delphinus*, *Grampus*, *Phocoenoides*, *Eschrichtius*).

Although it has been established that differences exist in the blood urea values of *P. indi* and *P. gangetica*, it is not possible to compare the urea level of *Platanista* with the levels determined for the other cetacean genera examined by us. The blood urea of the two species of the genus *Platanista* was determined from plasma, while the other analyses were performed on whole blood. We intend to correct these values by determining, in the near future, the blood urea of the live *Platanista* specimens transported by Pilleri from Assam to the dolphinarium of the Brain Anatomy Institute in Berne.

At the time of writing it is impossible to state whether or not the urea value is lower in river cetaceans than in marine cetaceans.

CHOLESTEROL

Several authors (S. ANDERSEN; DE MONTE & PILLERI, 1968*c*; MEDWAY & GERACI; NEWMAN & MCGEER; RIDGWAY, 1965; RIDGWAY et al., 1968) have

measured the cholesterol in cetaceans. Although the methods employed vary considerably it can be claimed that, at least in Delphinidae, the blood level of the total cholesterol is not far removed from that found in Man. Fewer investigations have been performed on the cholesterol fractions (esterified cholesterol and free cholesterol) and their ratio to the total cholesterol.

The convergence of the cholesterol values of cetaceans and Man is particularly interesting when considered in the light of the difference in diet, i.e. in the case of cetaceans a diet rich in unsaturated fatty acids, and in Man, a diet consisting mainly of saturated fatty acids (RIDGWAY, et al., 1968). In the odontocetes examined by us to date, the total cholesterol values and the $\frac{\textit{esterified cholesterol}}{\textit{total cholesterol}}$ and $\frac{\textit{free cholesterol}}{\textit{total cholesterol}}$ ratios are not far removed from those found in Man.

Data pertaining to the *Inia* and *Platanista* specimens examined by us are set out in Table 3.

We measured a higher esterified cholesterol fraction in *Inia* than in *Platanista*. In the latter genus we found that total cholesterol was higher in *Platanista gangetica* than in *Platanista indi* but the ratios between the two fractions and the total cholesterol were practically identical in the two species.

These results provide further confirmation of the fact that diet has very little influence on the biosynthesis of cholesterol. Nearly all the *Stenella* and *Delphinus* plasma examined by us was so rich in chilomicrons that, in the test tube, a "creamy" layer appeared on the surface. This was due to the fact that the diet of the dolphins in question consisted mainly of fish with a high fat content. The plasma of *Inia* that feeds on freshwater fish and crabs never attained such a high quantity of chilomicrons, yet in spite of the "lean" diet, the mean total cholesterol value was 288.75 mg/100 ml of plasma. In *Delphinus*, the mean total cholesterol value is 265 mg/100 ml of plasma.

EXAMINATION OF SOME URINARY CONSTITUENTS

Table 4 shows the results of studies performed on the urine of one specimen of *Inia*, two specimens of *Platanista indi* and one of *P. gangetica*.

The colour of the urine varies from pale to bright yellow or olive. This finding has already been reported by RIDGWAY (1965) and by ourselves (1970). We have not been able to establish any clearly defined relationship between colour intensity and the presumed concentration of the urine (mOsm).

The pH value is about 6.

TABLE IV

Some urinary constituents of Inia geoffrensis, Platanista indi *and* Platanista gangetica.
U : urinary urea, B : blood urea

Nº	Species and sex	Colour of urine	mOsm / Kg H_2O	pH	Proteins mg/100 ml	Blood	Glucose	Urea g %	U/B	Na mEq/l	Cl mEq/l	K mEq/l	Microscopic examination of sediment.
417	*Inia geoffrensis* ♂	Very pale lemon yellow	1,615	5,91	25	+	—	U 20,38 B 0,990	20,58	267	235	91	Occasional epithelial cells from the lower urinary tract. Very occasional white and red blood cells. Many crystals of Ca oxalate, dibasic Ca phosphate and xanthine-like crystals.
455	*Platanista indi* ♂	Olive-greenish	1,622	5,85	6	—	—	U 22,92 B 1,419	16,15	231	305	78	Epithelia of the lower urinary tract. Some well preserved leukocytes. Large yellowish crystals resembling xanthine, same type of crystals linked in rosette form and colourless crystals with a feathery beard.
456	*Platanista indi* ♀	Bright amber-olive	1,512	6,11	5	—	trace	U 12,08 B 1,031	11,71	262	335	72	A large number of rosettes composed of needle-shaped dibasic Ca phosphate and Ca oxalate crystals.
460	*Platanista gangetica* ♂	Pale lemon yellow	1,620	5,92	6	—	—	U 31,82	—	304	288	68	A large unmber of nematospermia. Rhomboid crystals resembling xanthine, not grouped and relatively small in size.

The presence of proteins and blood was due to the method employed for the collection of the urine (incision of the bladder).

The urea value is approximately the same as that found for *Stenella* (De Monte and Pilleri, 1970). The urinary urea (U)/blood urea (B) ratio in *Platanista* has a mean value of 13.93 whereas in *Inia* and *Stenella* it is about 20.

Traces of glucose were present in the urine of one specimen of *P. indi* (♀, No' 456). This is the first time that we have found glucose in the urine of a cetacean. The animal in question was killed, like specimen No. 455, by ether anaesthesia. Since the glycemia level of this specimen is not known, we cannot offer an explanation for our finding. The specific enzyme, glucosidase, was used for the determination.

In the literature published to date, Ridgway et al. (1968) are the only authors who report on finding a glycemia level of more than 200 mg % in a *Tursiops* in captivity. This was not accompanied by glycosuria or clinical symptoms of diabetes. The same authors report a case of diabetes in another *Tursiops* in captivity (personal communication of Kenney).

The urinary levels of the electrolytes are similar to those measured in other cetaceans (H. T. Andersen, S. Andersen, Bentley; Boice and Roberts; De Monte and Pilleri, 1970; Eichelberger et al.; E. S. Fetcher, E. S. Fetcher and G. W. Fetcher, Malvin and Rayner; Ridgway, 1965).

When we investigated the urinary sediment of *Inia* we found, for the first time, calcium oxalate crystals, hexagonal crystals resembling xanthine and dibasic calcium phosphate crystals (De Monte and Pilleri, 1970). Calcium oxalate crystals are also present in *Platanista* (Fig. 3*c*, *d*), together with dibasic calcium phosphate crystals (Fig. 3*c*, *d*) and crystals resembling xanthine, some of which are distinctly rhomboid in shape (Fig. 4*a*, *b*) and others hexagonal (Fig. 4*d*). Their colour is yellowish. The composition of these crystals (uric acid compound ?) that have so far only been found in the family Platanistidae is not yet known.

Acknowledgments

We wish to thank Mrs. Diane von Nordheim, Geneva, for the translation of the Italian text.

Summary

The present paper contains a report on the results of investigations carried out on some species of the family Platanistidae (*Inia geoffrensis*, *Platanista indi* and *P. gangetica*). These results concern the nucleated cells of the peripheral blood,

some plasmatic constituents (total proteinemia and plasmaprotein fractions, blood urea, total and fractioned cholesterolemia) and some urinary constituents (osmolality, pH, urea, glucose, Na, Cl, K, examination of the urinary sediment).

Marked differences are observed in the values calculated for the genus *Inia* and the genus *Platanista.*

Minor, yet significant, differences also exist between the *Platanista* specimens caught in the Indus *(P. indi)* and the Brahmaputra *(P. gangetica)* rivers. These differences may be added to the other diversities in the characteristics of the cetological populations of the Indus and the Brahmaputra that were identified for the first time by Pilleri who considers them specific.

Riassunto

Nella presente nota vengono resi noti i reperti ottenuti per alcune specie della famiglia Platanistidae (*Inia geoffrensis*, *Platanista indi* e *P. gangetica*) relativi alle cellule nucleate del sangue periferico, ad alcune componenti plasmatiche (proteinemia totale e frazioni plasmaproteiche, urea ematica, colesterolemia totale e frazionata) e ad alcuni costituenti urinari (osmolarità, pH, urea, glucosio, Na, Cl, K, esame del sedimento urinario).

Si repertano nette differenze fra i valori riscontrati nel genere *Inia* e nel genere *Platanista.*

Differenze di minor grado, ma significative, si evidenziano anche fra gli esemplari di *Platanista* catturati sul fiume Indus *(P. indi)* e quelli catturati sul fiume Brahmaputra *(P. gangetica)*. Tale differenze vengono ad aggiungersi ad altre caratteristiche, diverse fra le popolazioni cetologiche dell'Indus e del Brahmaputra, individuate per primo dal Pilleri e da lui considerate specifiche.

REFERENCES

Andersen, H. T. 1966. *Physiological adaptations in diving vertebrates.* Physiol. Rev. 46: 212-243.

Andersen, S. 1968. *Physiological ranges of blood chemical parameters in captive harbour porpoise Phocaena phocaena L.* Nord. Vet.-Med. 20: 267-278.

Bentley, P. J. 1963. *Composition of the urine of the fasting Humpback Whale (Megaptera nodosa)*. Comp. Biochem. Physiol. 10: 257-259.

Boice, R. C. and J. C. Roberts. 1966. *Cetacean fluid chemistry studies blood and urine.* Proc. Third Ann. Conf. biolog. Sonar and diving Mammals, Stanford Research Institute, Fremont (Calif.): 24-33.

Cawley, L. P. and B. Minard. 1967. *Le lipoproteine del siero.* Ricerca Clin. Lab. 5: 71-80.

De Monte, T. and G. Pilleri. 1968*a*. *Nucleated cells of the peripheral blood of Stenella styx Gray and Delphinus delphis L. from the Western Mediterranean and description of the haemomyelogram of Delphinus delphis*. Z. Säugetierk. 33: 108-116.

— 1968*b*. *Haemoglobin of Delphinus delphis and plasmaprotein fractions in some species of the family Delphinidae, determined by electrophoresis on cellulose acetate gel*. Blut 17: 25-30.

— 1968*c*. *Plasmaproteins and some hematochemical data related to Grampus griseus (Cetacea, Delphinidae) of the Western Mediterranean*. Marine Biol. 1: 182-184.

— 1968*d*. *Intraspecific variations in the plasmaprotein fractions of Delphinus delphis Linnaeus 1758 (Cetacea, Delphinidae) of the Western Mediterranean*. Säugetierk. Mitt. 16: 162-167.

— 1970*a*. *Leucocytes in the peripheral blood of Stenella styx and Delphinus delphis (Cetacea, Delphinidae) and a haemomyelogram of Delphinus delphis*. Blut 20: 165-168.

— 1970*b*. *The constituents of the urine of some species of Cetaceans*. Investigations on Cetacea, Ed. by G. Pilleri, Berne, 2: 233-240.

— 1971. *Plasmaprotein fractions in some species of cetaceans (Inia, Platanista, Phocoenoides and Eschrichtius)*. Investigations on Cetacea, Ed. by G. Pilleri, Berne, 3: 219-225.

Eichelberger, L., E. S. Fetcher Jr., E. M. K. Geiling and B. J. Vos Jr. 1940. *The distribution of water and electrolytes in the blood of Dolphin (Tursiops truncatus)*. J. Biol. Chem. 133: 145-152.

Fetcher, E. S. 1939. *The water balance in marine mammals*. Quart. Rev. Biol. 14: 451-459.

— and G. W. Fetcher. 1942. *Experiments on the osmotic regulation of Dolphin*. J. Cell. Comp. Physiol. 19: 123-130.

Knoll, W. 1932*a*. *Untersuchungen über die Morphologie des Säugetierblutes*. Folia haematol. 47: 201-219.

— 1932*b*. *Das morphologische Blutbild der Säugetiere. I. Allgemeine und spezielle Morphologie der kernhaltigen Blutzellen der Säugetiere*. Z. mikr.-anatom. Forsch. 30: 116-150.

— 1939. *Blut und embryonale Blutbildung bei den Walen*. Z. Fischerei, Beih. 1: 1-12.

Lenfant, C. 1969. *Physiological properties of blood of marine mammals*. In: The biology of marine mammals. Ed. by H. T. Andersen, Academic Press, New York-London: 95-116.

Malvin, R. L. and H. Rayner. 1968. *Renal function and blood chemistry in Cetacea*. Am. J. Physiol. 214: 187-191.

Medway, W. and J. R. Geraci. 1964. *Hematology of the bottlenose dolphin (Tursiops truncatus)*. Am. J. Physiol. 207: 1367-1370.

— 1965. *Blood chemistry of the bottlenose dolphin*. Am. J. Physiol. 209: 168-172.

— and F. Moldovan. 1966. *Blood studies on the North Atlantic pilot (pothead) whale, Globicephala melaena (Traill, 1809)*. Physiol. Zool. 39: 110-116.

Morimoto, Y., M. Takata and M. Sudzuchi. 1921. *Untersuchungen über Cetacea. I. Vorversuche*. Tohoku J. Exper. Med. 2: 21.

Newman, M. A. and P. L. McGreer. 1926. *The capture and care of a Killer Whale, Orcinus orca, in British Colombia*. Zoologica (N. Y.) 51: 59-70.

Pilleri, G. 1969*a*. *Über eine Forschungsreise des Berner Hirnanatomischen Institutes nach Bolivien zum Studium des Amazonasdelphins Inia geoffrensis.* Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich 114: 79-96.
— 1969*b*. *On the behaviour of the Amazon Dolphin Inia geoffrensis in Beni (Bolivia).* Rev. suisse Zool. 76: 57-91.
— 1970*a*. *Observations on the behaviour of Platanista gangetica in the Indus and Brahmaputra Rivers.* Investigations on Cetacea. Ed. by G. Pilleri, Berne, 2: 27-60.
— 1970*b*. *The capture and transport to Switzerland of two live Platanista gangetica from the Indus River.* Investigations on Cetacea. Ed. by G. Pilleri, Berne, 2: 61-68.
— and M. Gihr. 1971. *Differences observed in the skull of Platanista gangetica (Roxburgh, 1801) and indi (Blyth). 1859.* Investigations on Cetacea. Ed. by G. Pilleri, Berne, 3: 13-21.
Quay, W. B. 1954. *The blood cells of Cetacea with particular reference to the Beluga Delphinapterus leucas Pallas, 1776.* Säugetierk. Mitt. 2: 49-54.
Ridgway, S. H. 1965. *Medical care of marine mammals.* J. A. V. M. A. 147: 1077-1085.
— J. G. Simpson and G. S. Patton. 1968. *Some chemical and physical characteristics of Porpoise blood.* Proc. Conf. Diseases Aquatic Mammals, Boca Raton, Florida: 1-13.
Slijper, E. J. 1963. *Whales.* Hutchinson, London.

Tome 79, fasc. 1, n° 8: 253-259 — Mars 1972

Notes taxonomiques et évolutives sur *Pseudosinella immaculata* et *Ps. dobati*

par

Hermann GISIN et Maria Manuela da GAMA
Muséum d'Histoire naturelle de Genève
et
Musée Zoologique de l'Université de Coimbra

Avec 5 figures dans le texte

Cet article m'a été suggéré par l'étude de plusieurs matériaux de *Pseudosinella* du groupe *immaculata*, provenant d'Angleterre, que M. Gough (Bracknell, Berkshire) a eu l'amabilité de me soumettre.

M. Gisin avait déjà examiné les syntypes de *Ps. martelii* (CARPENTER, 1897) et un topotype de *Ps. immaculata* (LIE-PETTERSEN, 1896), ayant conclu que les deux espèces étaient identiques.

Moi-même, j'avais, après sa mort, examiné des préparations du professeur Denis, d'Alsace et de Haute-Garonne et Ille-et-Vilaine, gentiment communiquées par M^me^ Hutasse.

J'avais encore d'autres matériaux de *Pseudosinella* du même groupe, provenant d'Irlande et de Grande-Bretagne, des collections de M. Bagnall et du British Museum de Londres, que M. Lawrence a eu l'obligeance de me faire parvenir.

Dans la collection de M. Gisin, il y avait aussi 2 spécimens du Haut-Rhin, 1 exemplaire d'Ecosse, et 1 individu de Haute-Garonne du professeur Cassagnau.

Il ressort de l'étude comparative de tous ces matériaux avec les types de *Ps. martelii* = *immaculata* et de *Ps. dobati* GISIN, 1965 que les spécimens d'Irlande, d'Ecosse, de Surrey, de Haute-Garonne et d'Ille-et-Vilaine s'identifient à *Ps. immaculata*, et que ceux provenant de Devon, de Somerset et d'Alsace appartiennent à

Ps. dobati; la première espèce étant troglophile et la deuxième troglobie (voir stations ci-dessous).

Ces deux espèces sont des représentants de la lignée généalogique, dont l'espèce-mère doit être *Lepidocyrtus pallidus* REUTER emend. GISIN, 1965*a*: p présent sur l'abd. II, r rudimentaire sur la base du labium (GISIN 1967: 7, 20).

Maria Manuela da GAMA

Pseudosinella immaculata (LIE-PETTERSEN, 1896)

Figs. 1, 2 et 3

Synonymie : Tullbergia immaculata LIE-PETTERSEN, 1896
Cyphoderus martelii CARPENTER, 1897

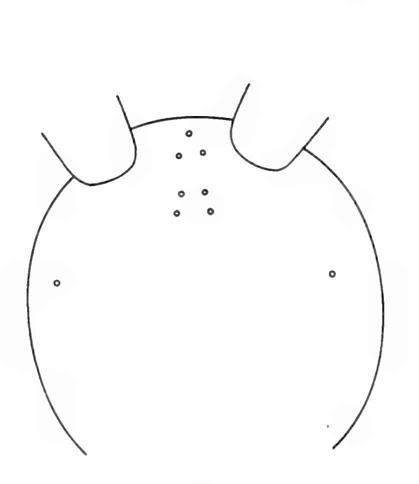


FIG. 1.

Pseudosinella immaculata.
Répartition des macrochètes céphaliques-syntype de *martelii.*

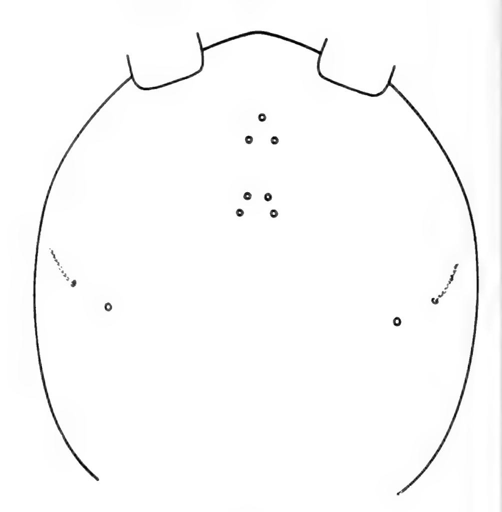


FIG. 2.

Pseudosinella immaculata.
Répartition des macrochètes et des trichobothries céphaliques-exemplaire de Denis.

Taxonomie et évolution :

La validité de *Ps. immaculata* et de *Ps. martelii* a été très discutée dans la littérature. C'est ainsi que les auteurs ont, à plusieurs reprises, considéré ces espèces comme une espèce unique et même les ont mises en synonymie avec *Ps. cavernarum* (MONIEZ, 1893) [CARPENTER 1897; CARPENTER et EVANS 1899; SCHAEFFER 1900; DENIS 1924, 1941; BONET 1931].

Nous avons eu la possibilité d'examiner un topotype de *Ps. immaculata* provenant des environs de Bergen, Norvège (voir ALTNER 1963: 37) et les syntypes de *Ps. martelii*, de Mitchelstown Cave, Irlande, aimablement communiqués

par M[lle] G. Roche du Muséum national de Dublin. L'étude comparative de ce matériel montre l'identité des deux espèces.

En outre, d'autres spécimens que nous avons examinés, cités ci-dessous, des collections de Bagnall, Gisin, Gough, Denis, Cassagnau et du British Museum, s'identifient parfaitement au matériel typique, et confirment que *Ps. immaculata* peut vivre dans des grottes et en dehors de grottes.

Ps. immaculata est voisin de *Ps. dobati* non seulement du point de vue généalogique mais aussi anagénétiquement. Les différences essentielles entre ces deux espèces sont décrites pour *Ps. dobati* (p. 256).

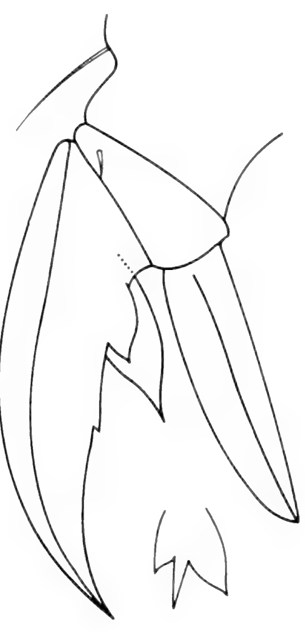


FIG. 3.

Pseudosinella immaculata. Griffe III, face antérieure-syntype de *martelii.* Dents proximales de la griffe, de face ventrale-topotype de *immaculata.*

Redescription :

Taille: 1,5-1,8 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,5 environ. Organe antennaire III pourvu de deux sensilles en forme de bâtonnets cylindriques. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R101/32/0201 + 2, dont la disposition est presque identique à celle de *Ps. dobati* (voir GISIN 1965: 2, fig. 2), sauf en ce qui concerne la chétotaxie céphalique, qui est représentée sur les figures 1 et 2. Il est intéressant de constater que cette chétotaxie céphalique n'est connue jusqu'à présent chez aucune autre espèce européenne de *Pseudosinella*. Chétotaxie de l'abd. II: $pABq_1q_2$. Base du labium: M_1 $(m_1)m_2r$ e l_1l_2; r est rudimentaire et tous les autres poils sont lisses ou faiblement rugueux, à l'exception de M_1 qui peut aussi être cilié. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. La dent impaire de la griffe (fig. 3), qui est relativement trapue, est située à environ 50% de sa crête interne. Les dents proximales, situées à peu près au même niveau, sont assez développées et étirées, particulièrement la proximale postérieure, qui ressemble à celle du type *virei*, et est plus grande que la proximale antérieure. Cette dent est beaucoup plus grande que la dent impaire. Empodium avec le bord interne convexe (fig. 3). Ergot tibiotarsal pointu (fig. 3). La dent apicale du mucron est plus longue que l'anteapicale.

Stations :

Norvège, près de Milde, environs de Bergen, 1 topotype, coll. Altner (Altner 1963: 37).

Irlande, Mitchelstown Cave, syntypes, coll. du Muséum national de Dublin.

Irlande, Clare, Poll-Cragreagh, on surface of pool in dark zone of the cave, in a high level old stream passage with many pools, 1 exemplaire, leg. M. R. A. Lass (University of Nottingham Caving Club), 27.VII.1966, Cave Research Group, coll. British Museum, Nu/300.

Irlande, Rockport, Co. Down, shore, 1 exemplaire, 19.III.1939, coll. Bagnall (déterminé comme *immaculata*).

Sans indication de provenance, 1 exemplaire, 10.VII.1939, coll. Bagnall (non déterminé).

Ecosse, Milngavie, meadowland adjacent to the bracken area, 1 exemplaire (Qe11 — coll. Gisin).

Angleterre, Surrey, Godstone sandstone Mine, on a rotten log in the threshold zone, 1 exemplaire, 17.X.1970, coll. Gough.

Idem, dark zone on rotten wood, 2 exemplaires, 17.X.1970, coll. Gough.

France, Haute-Garonne, Résurgence de Bousson, 1 exemplaire, leg. Coiffait, 13.II.1951, coll. Cassagnau (Muséum de Genève).

France, Haute-Garonne, Bagnères-de-Luchon, 2 exemplaires, coll. Denis (déterminés comme *immaculata*).

France, Ille-et-Vilaine, Rennes, 4 exemplaires, 1933, coll. Denis (déterminés comme *immaculata*).

Pseudosinella dobati GISIN, 1965

Figs. 4 et 5

Taxonomie et évolution :

Cette espèce a été décrite de Sainte-Marie-aux-Mines, mine « Gabe Gottes » en Alsace. D'une autre galerie de mines alsaciennes (La Croix-aux-Mines, Galerie de la Fonderie, 20.XI.1933), DENIS (1935: 356) signale une espèce de *Pseudosinella* qu'il identifie avec *Ps. martelii.*

L'examen de tous ces exemplaires de la collection de Denis ainsi que du matériel typique de *Ps. martelii* = *immaculata* et de *Ps. dobati* nous a révélé que les spécimens de Denis se rapportent en réalité à cette dernière espèce.

On comprend facilement qu'il y a quarante ans les caractères alors utilisés en taxonomie des *Pseudosinella* ne laissaient pas ressortir des différences aussi essentielles que maintenant entre *martelii* = *immaculata* et *dobati.* Aujourd'hui on peut distinguer ces deux espèces, qui sont d'ailleurs sans doute très voisines, et dont les caractères distinctifs concernent uniquement la chétotaxie céphalique et des petits détails de la conformation de la griffe: le rectangle formé par les macrochètes céphaliques R est en général plus long chez *immaculata* que chez *dobati*, les deux macrochètes S ont une position différente chez les deux espèces,

et les deux macrochètes T, qui existent chez *dobati* (R111), font défaut chez *immaculata* (R101) (voir figs. 1, 2, 4, et fig. 2 in: GISIN 1965: 2).[1]

Quant à la griffe, chez *immaculata* (fig. 3), les dents proximales sont un peu plus développées et plus étirées que chez *dobati* (fig. 5), se rapprochant davantage de la griffe du type *virei*; et la dent proximale antérieure est plus grande chez

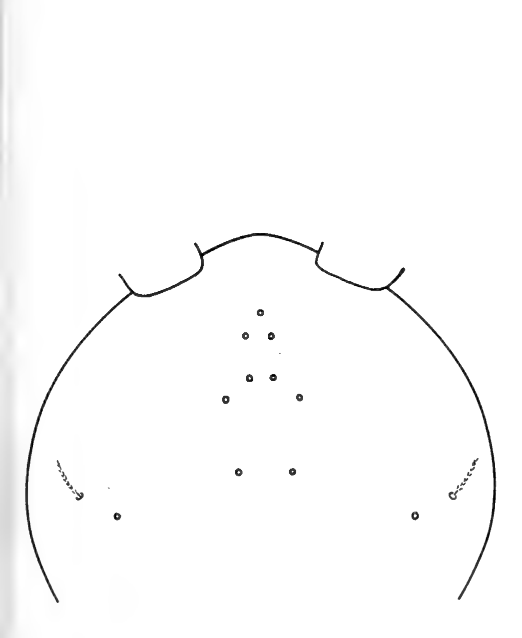


FIG. 4·

Pseudosinella dobati.
Répartition des macrochètes et des trichobothries céphaliques-paratype.

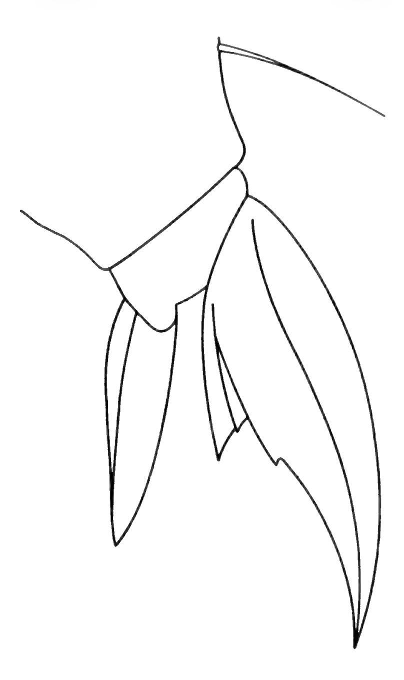


FIG. 5.

Pseudosinella dobati.
Griffe III, face antérieure-paratype.

immaculata que chez *dobati*; mais, en tout cas, cette dent est toujours plus développée que la dent impaire, même chez l'espèce de GISIN, ce qui dépend de l'orientation de la griffe, contrairement à ce qui a été décrit originalement (GISIN 1965: 1-2, fig. 1).

Tous les autres caractères adaptatifs et non adaptatifs sont communs aux deux espèces, la chétotaxie de la base du labium y comprise, car M_1 peut être lisse ou cilié aussi chez *dobati*.

Nos conclusions sont encore fondées sur l'étude d'autres matériaux des collections de Bagnall, Denis, Gisin, Gough et du British Museum.

---

[1] Sur cette figure 2, le macrochète céphalique le plus latéral doit être enlevé, car on n'en tient habituellement pas compte.

Ps. dobati semble être encore plus proche de *Ps. tarraconensis* BONET, 1929 (dont nous avons examiné le matériel typique) que d'*immaculata*, surtout du point de vue généalogique. Les deux premières espèces se distinguent par la denticulation de la griffe, longueur des antennes et M_1 de la base du labium: les dents proximales de la griffe de *tarraconensis*, en particulier la postérieure, sont plus étirées que chez *dobati* et la dent antérieure est moins développée chez cette dernière espèce; chez l'espèce de GISIN, le rapport antennes/diagonale céphalique est 1,5 environ, bien que chez quelques spécimens provenant de Baker's Pit Cave, ce rapport atteigne presque 2; quant à la soie labiale M_1, elle peut être lisse ou ciliée chez *dobati*, tandis que chez *tarraconensis* elle est en général lisse.

Etant donné la similarité existente entre ces deux dernières espèces, il n'est pas exclu que plus tard on arrivera à la conclusion qu'il s'agit de synonymes.

Stations :

France, Alsace, Sainte-Marie-aux-Mines, mine « Gabe Gottes », la série-type.

France, Alsace, La Croix-aux-Mines, Galerie de la Fonderie, quelques exemplaires, 20.XI.1933, coll. Denis (déterminés comme *martelii*).

France, Haut-Rhin, Hohlenstein, Höhlen, 2 exemplaires, 11.IV.1939, coll. Gisin.

Grande-Bretagne, South Devon, Buckfastleigh, Baker's Pit Cave, limestone, 10 exemplaires, 30.V.1970, 11.X.1970 et 23.I.1971, coll. Gough.

Idem, dark zone, 1 exemplaire, leg. Dr. P. Browne, 5.V.1968, coll. Brit. Mus. 1968-96, B.M. 574.

Idem, 1 exemplaire, B.M. 575.

Grande-Bretagne, South Devon, Buckfastleigh, Baker's Pit Cave, Crystal Chamber, in the dark zone on a dry mud slope, 1 exemplaire, leg. C. R. Reynolds, 15.V.1960, No. CR/11, coll. Brit. Mus.

Idem, 5 exemplaires, leg. Miss P. A. J. McCullen, 11.VII.1971, coll. Gough.

Grande-Bretagne, South Devon, Pridhamsleigh Cavern, near Buckfastleigh, in the dark zone on pool, between 1st and 2nd chamber, 1 exemplaire, leg. Dr. P. Browne, 22.VI.1968, Cave Research Group, A B 1849y, coll. Brit. Mus. 589, 590.

Idem, in the dark zone on rocks, 2 exemplaires, leg. M. A. Evans, 16.VII.1971, B. M. 1588, 1589.

Grande-Bretagne, Devon, Wheal Betsy Mine, Drainage Adit., in the dark zone on rubble at the innermost part of the « adit. », in an ochreless area, 1 exemplaire, leg. M. B. D. Cubbon, 25.III.1967, No. BC/83, coll. Brit. Mus.

Grande-Bretagne, Devon, near Plymouth, Radford Cave, in the dark zone of this small cave about 200 feet from entry, in « Red Corridor », pools near by, 4 exemplaires, leg. K. R. Loze, 18.XII.1966, PCG/92, 94, 95, 96, Cave Research Group, Brit. Mus. 1967-148.

Grande-Bretagne, Somerset, Cheddar Gorge, Great Oones Cave, 4 exemplaires, leg. E. A. Glennie, summer 1938, Cave Research Group No. 113, Brit. Mus. loan No. 8944, coll. Bagnall (déterminés comme *martelii*).

BIBLIOGRAPHIE PRINCIPALE

ALTNER, H. 1963. *Beiträge zur Systematik und Ökologie der Collembolen norwegischer Küsten.* Sarsia 10: 35-55.

BAGNALL, R. S. 1941. *Notes on British Collembola. VIII.* Ent. mon. Mag. 77: 217-226.

BONET, F. 1929. *Colémbolos cavernícolas de España.* Eos 5: 5-32.

— 1931. *Estudios sobre Colémbolos cavernícolas con especial referencia a los de la fauna española.* Mem. Soc. esp. Hist. nat. 14: 231-403.

CARPENTER, G. H. 1897. *Collembola of Mitchelstown Cave.* Irish Natural. 6: 225-233 et 257-258.

— and W. EVANS, 1899. *Collembola and Thysanura of the Edinburgh District.* Proc. r. phys. Soc. Edinburgh 14: 221-266.

DENIS, J. R. 1924. *Sur la faune française des Aptérygotes (IV note).* Arch. Zool. exp. gén. 62: 253-297.

— 1924*a*. *Sur la faune française des Aptérygotes (V note).* Bull. Soc. zool. Fr. 49: 554-586.

— 1935. *Sur la faune française des Aptérygotes (XIX).* Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse 67: 353-358.

— 1941. *Catalogue des Entomobryens Siraeformes et Lépidocyrtiformes.* Bull. sci. Bourgogne 9: 41-118.

GISIN, H. 1965. *Pseudosinella dobati n. sp., cavernicole nouveau de l'Alsace, et sur Onychiurus handschini hussoni Denis, nov. comb.* Rass. speleol. ital. 17: 1-2.

— 1965*a*. *Nouvelles notes taxonomiques sur les Lepidocyrtus.* Rev. Ecol. Biol. Sol 2: 519-524.

— 1967. *Espèces nouvelles et lignées évolutives de Pseudosinella endogés.* Mem. Est. Mus. zool. Univ. Coimbra 301: 1-21.

— 1967*a*. *Deux Lepidocyrtus nouveaux pour l'Espagne.* Eos 42: 393-396.

LIE-PETTERSEN, O. J. 1896. *Norges Collembola.* Bergens Mus. Aarb. 8: 1-24.

SCHAEFFER, C. 1900. *Über württembergische Collembola.* Jahrh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg 56: 245-280.

Tome 79, fasc. 1, nº 9: 261-278 — Mars 1972

Pseudosinella cavernicoles d'Espagne (Insecta : Collembola)

par

Hermann GISIN et Maria Manuela da GAMA
Muséum d'Histoire naturelle de Genève
et
Musée Zoologique de l'Université de Coimbra

Avec 8 figures dans le texte

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Cette publication comprend spécialement l'étude systématique et phylogénétique des espèces de *Pseudosinella* de Bonet de la collection Biospeologica d'Espagne, sur lesquelles le Dr Hermann Gisin s'était déjà longuement penché. Elle concerne encore une caractérisation taxonomique sommaire de *Ps. sexoculata*, appartenant aussi à cette collection, et la description d'une espèce nouvelle, *Ps. goughi* n. sp., provenant d'une grotte de la province de Santander, et dont le matériel m'a été soumis par M. H. J. Gough.

De la collection Biospeologica d'Espagne, onze espèces ont été antérieurement décrites et leur position évolutive a été considérée: *Ps. infrequens*, *Ps. barcelonensis*, *Ps. subinflata*, *Ps. centralis*, *Ps. encrusae*, *Ps. huescensis*, *Ps. superoculata*, *Ps. substygia*, *Ps. decepta*, *Ps. intemerata* (Gisin et Gama 1969) et *Ps. superduodecima* (Gisin et Gama 1970*a*); *Ps. duodecimoculata* a été aussi redécrite (Gisin et Gama 1970*a*).

Les espèces étudiées ici et celles qui ont été concernées dans les publications citées ci-dessus proviennent des provinces suivantes: Oviedo, Santander, Vizcaya, Guipúzcoa, Alava, Navarra, Huesca, Lerida, Barcelona, Tarragona et Murcia.

La collection Biospeologica ne comprend pas d'échantillons de la région orientale de Navarra (Pyrénées occidentales espagnoles: Cueva de Espinal I et Espinal II, Cueva de Mendia Landa, Cueva de los Moros, Cueva de Mauloechea). De cette région proviennent *Ps. suboculata*, *Ps. subvirei*, *Ps. inflata* Bonet, 1931 et *Ps. pyrenaea*, Bonet, 1931; la première espèce a été retrouvée dans la province de Oviedo, la deuxième dans la province de Huesca, et la redescription des deux autres, basée sur les types, sera donnée dans une monographie des *Pseudosinella* européens.

Des espèces étudiées dans ce travail, *Ps. suboculata* et *Ps. goughi* sont les deux seuls représentants de la lignée généalogique, dont l'espèce-mère est probablement *Lepidocyrtus pseudosinelloides* Gisin, 1967*a*: p absent sur l'abd. II, R de la base du labium cilié. Toutes les autres espèces appartiennent à la lignée généalogique, dont l'ancêtre doit être *Lep. pallidus* Reuter emend. Gisin, 1965: p présent sur l'abd. II, r rudimentaire sur la base du labium.

* * *

Je remercie beaucoup M. le Dr R. Agenjo, directeur de l'Instituto Español de Entomologia de Madrid et Mlle le Dr D. Selga, secrétaire du même Institut, qui ont eu l'amabilité de me prêter les types et d'autres matériaux de la collection de Bonet, que M. Gisin avait d'ailleurs déjà examinés.

Mes meilleurs remerciements vont aussi à M. H. J. Gough pour m'avoir communiqué le matériel concernant *Ps. goughi* n. sp.

Je suis bien reconnaissante envers le D[r] B. Hauser, qui m'accueille toujours très aimablement au Muséum de Genève, et met à mon entière disposition tous les matériaux posthumes de M. Gisin.

Que M. le directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève, D[r] V. Aellen, accepte également mes vifs remerciements pour les facilités de publication accordées et pour son aimable accueil au Muséum.

M. G. Dajoz a eu l'amabilité de préparer les dessins pour le clichage et je l'en remercie sincèrement.

Maria Manuela DA GAMA

TAXONOMIE ET ÉVOLUTION DES ESPÈCES

Pseudosinella sexoculata SCHÖTT, 1902

Fig. 1

Taxonomie :

Les caractères fondamentaux de *Ps. sexoculata* sont les suivants:

Chétotaxie dorsale: R011/00/0201+2. Chétotaxie de l'abd. II: $paBQ_1q_2$. Base du labium: $M_1m_2rel_1l_2$; r est rudimentaire, M_1 est cilié et les autres poils sont lisses ou rugueux. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Antennes/diagonale céphalique = 1,4 environ. 3 + 3 yeux, dont 2 en position antérieure et le troisième en position plus postérieure. La dent impaire de la griffe (fig. 1), qui est assez saillante, est située à environ 75% desa crête interne. La dent proximale postérieure est plus basale et plus grande que la proximale antérieure. Empodium, voir figure 1. Ergot tibiotarsal spatulé (fig. 1).

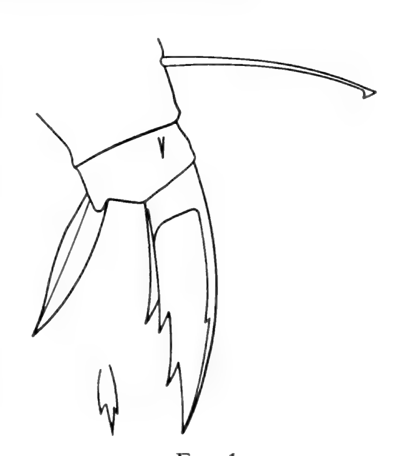


FIG. 1.
Pseudosinella sexoculata.
Griffe III, face antérieure.

Station :

Cueva Fornazos, Espés, Benabarre, Huesca, 1 exemplaire, 20.VI.1911 (Biospeologica n° 454).

Pseudosinella stygia BONET, 1931

Taxonomie et évolution :

Le seul individu de la collection Biospeologica, qui provient de la même grotte d'où BONET a décrit *Ps. stygia*, est assez mal conservé, mais l'étude comparative de ce spécimen avec les types nous a révélé son identité avec ceux-ci.

Ps. stygia est une des rares espèces, chez laquelle le microchète q_1 de l'abd. II est transformé en macrochète Q_1; ce détail chétotaxique ainsi que l'incertitude en ce qui concerne l'existence de la soie accessoire s de l'abd. IV rendent difficile l'établissement de rapports de parenté avec d'autres espèces.

La griffe de *Ps. stygia* ressemble à celle de *Ps. substygia* GISIN et GAMA, 1969 (p. 172, fig. 28), mais il paraît que ces deux espèces sont des représentants de lignées généalogiques distinctes (GISIN et GAMA 1969: 172).

Redescription :

Taille: 1,4-1,6 mm. Le pigment n'est plus présent chez le spécimen de la collection Biospeologica, mais chez les types, il y a des granules pigmentaires épars, disséminés sur toute la surface du corps. Yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,8. Les deux sensilles de l'organe antennaire III ont la forme habituelle; vers l'apex de l'antenne II on observe quelques sensilles ovoïdes. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R011/10/0201+2. Chétotaxie de l'abd. II: ?$paBQ_1q_2$; le poil p n'est pas observable sur les types ni sur notre exemplaire, ce qui est probablement dû à leur état de conservation, mais il se peut qu'il existe. Base du labium: m_1 (M_1) m_2r e l_1l_2; chez un spécimen de BONET, M_1 est symétriquement cilié, tandis que chez les autres individus examinés, m_1 est lisse ou rugueux; r est rudimentaire et les autres poils sont lisses ou rugueux. Il n'est pas possible de vérifier si la soie accessoire s de l'abd. IV existe ou fait défaut. La griffe est relativement allongée (voir BONET 1931: 339, fig. XX-1, 2, 3) et sa dent impaire, qui est minuscule, est située à environ 40% de sa crête interne. La dent proximale postérieure est seulement un peu plus grande que la proximale antérieure; chez l'exemplaire de la collection Biospeologica, la griffe III ressemble davantage à celle de la première paire de pattes des types, qui est plus étirée que la griffe III et dont les dents proximales sont plus basales et la dent impaire n'est guère distincte, mais semble remplacée par une expansion arrondie; dans les cas où la dent impaire est ébauchée, elle se situe à l'endroit où se termine l'expansion arrondie. Empodium échancré dans la moitié distale de son bord interne; chez notre spécimen, l'empodium ressemble également à celui de la première paire de pattes des types. Ergot tibiotarsal non spatulé. La dent apicale du mucron est un peu plus grande que l'anteapicale.

Station :

Cueva de Castillo, Puente-Viesgo, Villacarriedo, Santander, 1 topotype, 22.VII.1910 (Biospeologica n° 397).

Distribution géographique :

Ps. stygia est connu uniquement de cette grotte.

Pseudosinella subvirei BONET, 1931

Taxonomie et évolution :

Tous les détails non adaptatifs de *Ps. subvirei* se trouvent chez *Ps. virei* ABSOLON, 1901, et quant aux caractères adaptatifs, la seule différence entre les deux espèces concerne la taille de la dent proximale antérieure de la griffe, qui est identique à celle de la dent impaire chez l'espèce de BONET (voir fig. XVIII in: BONET 1931: 336), et plus grande que celle de la dent impaire chez l'espèce de ABSOLON (voir fig. 6 in: GISIN et GAMA 1969: 150).

Etant donné la similarité presque totale entre les deux espèces, on pouvait se douter de leur synonymie, mais l'examen des types de *subvirei*, provenant de la Cueva de Espinal I (Navarra), et de topotypes de *virei* nous a convaincus de leur validité.

La griffe de *Ps. subvirei* ressemble également à celle de *Ps. vertamicoriensis* GISIN, 1963, mais cette espèce appartient à une toute autre lignée généalogique (p absent sur l'abd. II, R cilié sur la base du labium); chez *subvirei*, r du labium est rudimentaire et p existe sur l'abd. II.

Redescription :

Taille: 1,7-2,2 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,6-1,8. Les deux sensilles de l'organe antennaire III sont subcylindriques. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R001/32/0201+2, dont la disposition est indiquée sur la figure 5*d* in: GISIN 1963: 280. Chétotaxie de l'abd. II: $pABq_1q_2$. Base du labium: m_1 (M_1) $m_2rel_1l_2$; r est rudimentaire et les autres soies sont lisses ou rugueuses, m_1 étant quelquefois ciliée. Soies accessoires de l'abd. IV comprenant une soie s. La dent impaire de la griffe est située à environ 42-50% de la crête interne (voir fig. XVIII in: BONET 1931: 336; et fig. 7 in: GISIN 1963: 282; cette dernière figure se rapporte à *Ps. vertamicoriensis*). La dent proximale postérieure est très développée avec la pointe effilée, et la proximale antérieure est petite, sa taille étant à peu près identique à celle de la dent impaire. Pour l'empodium, dont le bord interne n'est pas échancré, voir les figures citées ci-dessus. Il en est de même pour l'ergot tibiotarsal, qui est pointu. La dent apicale du mucron est allongée et beaucoup plus grande que l'anteapicale.

Stations :

Cueva del Orso de Ansó, Ansó, Jaca, Huesca, 9 exemplaires, 29.VII.1914 (Biospeologica n° 786).

? Cova del Gel, Llimiana, Tremp, Lerida, 1 exemplaire, 7.IX.1910 (Biospeologica n° 388).

Distribution géographique :

Bonet (1931: 336) décrit *Ps. subvirei* de deux grottes de la province de Navarra; il existe également dans la province de Huesca, et Gisin (1963: 281) le signale dans les Basses-Alpes et Hautes-Pyrénées. Mais ni l'exemplaire de Taï, ni celui de la grotte de l'Eglise, indiqués dans ce travail sous la désignation de *subvirei*, n'appartiennent à cette espèce. En ce qui concerne les spécimens du Trou de Bœuf, mentionnés aussi dans la même publication comme *subvirei*, on peut également se douter qu'il s'agit de cette espèce, surtout à cause de la conformation du mucron, dont la dent apicale est à peine plus grande que l'anteapicale.

Pseudosinella tarraconensis Bonet, 1929

Fig. 2

Taxonomie et évolution :

Il semble que les espèces les plus voisines de *Ps. tarraconensis*, dont nous avons examiné le matériel typique, soient *Ps. subinflata* Gisin et Gama, 1969, *Ps. dobati* Gisin, 1965*a*, *Ps. barcelonensis* Gisin et Gama, 1969 et encore *Ps. virei* Absolon, 1901; en effet, ces cinq espèces se rapprochent non seulement du point de vue généalogique mais encore anagénétiquement:

Les détails chétotaxiques non adaptatifs sont identiques chez les trois premières espèces, *Ps. barcelonensis* s'en distinguant essentiellement par le nombre de macrochètes sur le th. II (4 contre 3) et *Ps. virei* par la chétotaxie céphalique (R001 chez l'espèce de Absolon, R111 chez les autres); la soie m_1 de la base du labium peut parfois être ciliée chez la plupart de ces espèces.

Quant aux caractères adaptatifs, les différences concernent surtout la longueur relative des antennes et la conformation de la griffe: celles qui séparent *Ps. tarraconensis* de *Ps. subinflata* et de *Ps. barcelonensis* ont déjà été mentionnées (Gisin et Gama 1969: 149-152); entre la griffe de *tarraconensis* et celle de *virei*, on remarque une plus grande différence de taille entre la dent proximale antérieure et la dent impaire chez l'espèce de Bonet (fig. 2) que chez *virei* (fig. 6 in: Gisin et Gama 1969: 150); les dents proximales de la griffe de *dobati* (fig. 5 in: Gisin et Gama 1972: 257), spécialement la postérieure, sont moins étirées que chez *tarraconensis*, et la dent antérieure est plus petite chez *dobati* que chez l'espèce de Bonet, bien qu'un peu plus développée que la dent impaire. Le rapport

antennes/diagonale céphalique est plus élevé chez *tarraconensis* et *barcelonensis* que chez les autres espèces.

Redescription :

Taille: 1,9-2,2 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,9-2,3. Les deux sensilles de l'organe antennaire III sont ovoïdes; vers l'apex de l'ant. II il y a un sensille de forme semblable. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R111/32/0201+2, dont la disposition est indiquée sur la figure 4, sauf en ce qui concerne l'abd. IV, dont les macrochètes ont la disposition habituelle. Chétotaxie de l'abd. II: $pABq_1q_2$. Base du labium: $m_1m_2rel_1l_2$; toutes ces soies sont lisses ou rugueuses et r est rudimentaire. Les soies accessoires de l'abd. IV comprennent la soie s. La dent impaire de la griffe (fig. 2) est située à environ 50% de la crête interne. Les dents proximales naissent à peu près au même niveau, la proximale postérieure étant beaucoup plus développée que la proximale antérieure, et atteignant presque le niveau de l'apex de la dent impaire; cette dent est beaucoup plus petite que la dent proximale antérieure. Empodium lancéolé (fig. 2). Ergot tibiotarsal pointu (fig. 2). La dent apicale du mucron est plus grande que l'anteapicale.

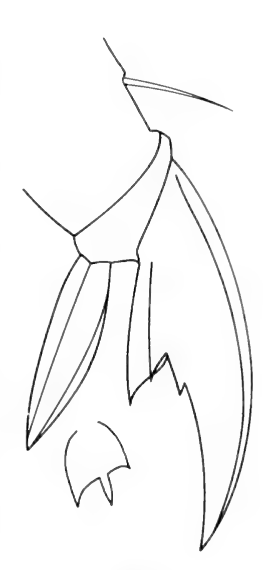


FIG. 2.
Pseudosinella tarraconensis.
Griffe III, face antérieure.
Topotype.

Stations :

Cova gran de la Febró, La Febró, Montblanch, Tarragona, 14 topotypes, 22.IV.1920 (Biospeologica n° 1032).

Idem, 20 topotypes, 15.X.1910 (Biospeologica n° 405).

Idem, 3 topotypes, leg. Coiffait, 27.IV.1952 (coll. Cassagnau).

Cova petita de la Febró, La Febró, Montblanch, Tarragona, 1 exemplaire, 15.X.1910 (Biospeologica n° 406).

Forat del Rastre, Roquetas, Tortosa, Tarragona, 3 exemplaires, 15.IV.1920 (Biospeologica n° 1025).

Cova Cambra, Tortosa, Tortosa, Tarragona, 16 exemplaires, 14.IV.1920 (Biospeologica n° 1024).

Cova santa del Montsant, Cornudella, Falset, Tarragona, 28 exemplaires, 16.X.1910 (Biospeologica n° 407).

Idem, 33 exemplaires, 23.IV.1920 (Biospeologica n° 1033).

Cova del Choles, Pratdip, Falset, Tarragona, 30 exemplaires, 20.IV.1920 (Biospeologica n° 1029).

Distribution géographique :

Connu de grottes dans la province de Tarragona.

Pseudosinella tarraconensis longicornis Bonet, 1929

Diagnose différentielle et évolution :

Cette sous-espèce, dont nous avons examiné les types, se sépare de la forme principale par la plus grande longueur des antennes, le rapport antennes/diagonale céphalique étant compris entre 2,6 et 2,8.

Il s'agit donc d'une forme mieux adaptée à la vie cavernicole.

Station :

Covas de la Humidiella, Benifallet, Tortosa, Tarragona, 14 topotypes, 18.IV.1920 (Biospeologica n° 1027).

Pseudosinella unguiculata Bonet, 1929

Fig. 3

Taxonomie et évolution :

Cette espèce était connue uniquement par 2 spécimens, provenant de la Cueva de Mairuelegorreta (Alava), que nous avons examinés.

Elle est très voisine de *Ps. antennata*, de *Ps. pieltaini* et de *Ps. subterranea*, non seulement du point de vue généalogique, mais aussi anagénétiquement. Il s'agit d'un groupe d'espèces, dont la chétotaxie est à peu près identique, et dont les caractères adaptatifs sont assez évolués: antennes relativement longues, dent impaire de la griffe avec une position plus ou moins basale, empodium plus ou moins nettement échancré, mucron en général allongé.

Parmi ces quatre espèces, c'est *unguiculata* qui présente les antennes les moins longues (caractère plus primitif) et la dent impaire de la griffe la plus développée. La conformation générale de la griffe allongée, avec la dent impaire assez basale, et de l'empodium nettement échancré (fig. 3) placent cette espèce dans un niveau adaptatif assez avancé. Ces caractères se trouvent, en général, également chez *antennata* (fig. 5), qui doit être l'espèce qui se rapproche davantage de *unguiculata* du point de vue anagénétique. Toutefois, *antennata* semble encore plus évolué que *unguiculata*, dont il se distingue principalement par la plus grande longueur des antennes, par le plus grand développement des dents proximales de la griffe et par la structure du mucron, qui est plus allongé que chez *unguiculata*. Ce sont là probablement aussi des caractères dérivés.

En ce qui concerne les caractères non adaptatifs, la seule différence existente entre ces deux espèces est le nombre de macrochètes sur l'abd. IV: 1+2 chez *unguiculata* et 1+3 chez *antennata* (fig. 4).

Redescription :

Taille: 2,2-2,5 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,75 environ. Organe antennaire III pourvu de deux gros sensilles; et vers l'apex de l'ant. II on trouve aussi plusieurs sensilles. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R111/32/0201 +2, voir figure 4, sauf pour l'abd. IV, dont les macrochètes ont la disposition habituelle. Chétotaxie de l'abd. II: $pABq_1q_2$. Base du labium: m_1m_2r e l_1l_2; tous ces poils sont lisses ou rugueux, et r est rudimentaire. Soies accessoires de l'abd. IV comprenant une soie s. La griffe (fig. 3) est allongée, et sa dent impaire, qui est assez forte et détachée de la griffe, est située à environ 27% de sa crête interne. Les dents proximales ne sont pas placées distinctement à des niveaux différents, la proximale postérieure étant légèrement plus saillante et à peine plus basale que la proximale antérieure. L'empodium (fig. 3) est nettement échancré dans la moitié distale de son bord interne, et présente une petite dent externe. Ergot tibiotarsal non spatulé (fig. 3). La dent apicale du mucron, qui est allongé, est beaucoup plus grande que l'anteapicale.

FIG. 3.
Pseudosinella unguiculata.
Griffe III, face antérieure. Topotype.

Stations :

Cueva de Mairuelegorreta, Cigoitia, Vitoria, Alava, 18 topotypes, 28.VIII.1919 (Biospeologica n° 957).

Cueva del Manantial de Gorbea, Cigoitia, Vitoria, Alava, 1 exemplaire, 27.VIII.1919 (Biospeologica n° 956).

Distribution géographique :

Ps. unguiculata est connu seulement des deux grottes mentionnées, qui se trouvent dans la Sierra de Elguea, province de Alava.

Pseudosinella antennata Bonet, 1929

Figs. 4 et 5

Taxonomie et évolution :

Outre le matériel cité ci-dessous, nous avons examiné 4 exemplaires de la collection de Bonet, provenant de la Cueva de Putxerri (Navarra).

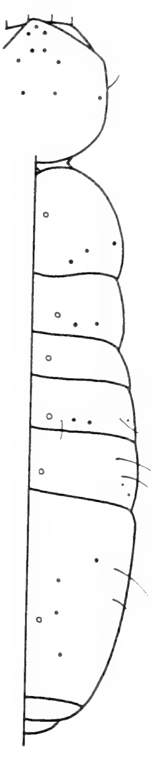


Fig. 4.
Pseudosinella antennata. Répartition des macrochètes, des trichobothries et des pseudopores dorsaux.

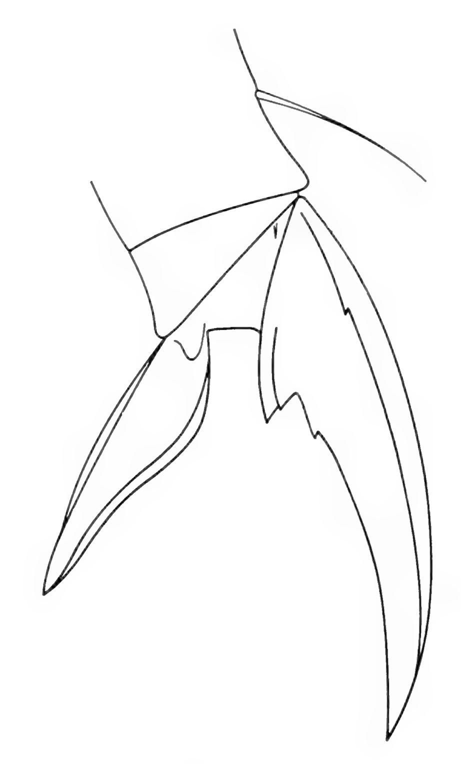


Fig. 5.
Pseudosinella antennata. Griffe III, face antérieure. Topotype.

Il s'agit probablement de l'espèce la plus évoluée parmi le groupe d'espèces constitué par *unguiculata*, *antennata*, *pieltaini* et *subterranea*. En effet, c'est *antennata* qui a les antennes les plus longues, la dent impaire de la griffe, qui est relativement allongée, présente une position assez basale, l'empodium est nettement échancré (fig. 5) et le mucron est plus allongé que chez les autres espèces du

groupe. Il s'en sépare encore par le nombre de macrochètes sur l'abd. IV (1+3 (fig. 4) contre 1+2 chez les autres).

Redescription :

Taille: 2,2-2,7 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 2,8-3,9. Les deux sensilles de l'organe antennaire III sont ovoïdes, près desquels il y a quelques autres sensilles supplémentaires; et vers l'apex de l'ant. II on observe quelques autres sensilles de forme semblable. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R111/32/0201+3, dont la disposition est indiquée sur la figure 4. Chétotaxie de l'abd. II: $pABq_1q_2$. Base du labium: m_1m_2r e l_1l_2; r est rudimentaire, et les autres soies sont lisses ou rugueuses. Soies accessoires de l'abd. IV comprenant une soie s. La dent impaire de la griffe, qui est relativement allongée (fig. 5), est très petite et située à environ 27%-30% de sa crête interne. Les dents proximales sont très développées, la proximale postérieure étant plus grande que la proximale antérieure. Empodium échancré dans la moitié distale de son bord interne (fig. 5) et quelquefois on observe une faible indication d'une dent externe. Ergot tibiotarsal non spatulé (fig. 5). Le mucron est très allongé, sa dent apicale étant beaucoup plus grande que l'anteapicale.

Stations :

Cueva de Martinchurito I, Larraun (Lecumberri), Pamplona, Navarra, 23 topotypes, 22.VIII.1919 (Biospeologica n° 951).

Cueva de Martinchurito II, Larraun, Pamplona, Navarra, 25 topotypes, 22.VIII.1919 (Biospeologica n° 952).

Idem, 1 topotype, 9.XI.1917 (Biospeologica n° 871).

Cueva Akelar, Larraun, Pamplona, Navarra, 20 topotypes, 22.VIII.1919 (Biospeologica n° 953).

Idem, 1 topotype, 9.XI.1917 (Biospeologica n° 869).

Distribution géographique :

Ps. antennata se trouve dans presque toutes les grottes de la Sierra de Aralar, province de Navarra.

Pseudosinella pieltaini BONET, 1929

Fig. 6

Taxonomie et évolution :

Outre le matériel mentionné dans les stations, nous avons examiné 4 individus de la collection de Bonet, provenant de la Cueva de S. Valerio (Guipúzcoa).

Ps. pieltaini est très voisin de *Ps. subterranea*, avec lequel il partage les caractères adaptatifs suivants: les antennes sont relativement longues, la griffe n'est pas spécialement allongée et dont la dent impaire n'est pas très basale, l'empodium

est faiblement échancré (figs. 6 et 7), et le mucron n'est pas généralement très allongé. La longueur des antennes exceptée, tous les autres caractères indiquent que ces deux espèces doivent être un peu moins évoluées que *Ps. antennata* et *Ps. unguiculata* en ce qui concerne l'évolution quantique.

Et il serait probablement plus judicieux de ne voir qu'une différence sous-spécifique entre *pieltaini* et *subterranea*, qui ne se distinguent principalement que par le plus grand développement de la dent proximale postérieure de la griffe chez *subterranea*.

FIG. 6.
Pseudosinella pieltaini.
Griffe III, face antérieure. Topotype.

Redescription :

Taille: 2-2,6 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 2,1-2,6. Organe antennaire III pourvu de deux gros sensilles; et vers l'apex de l'ant. II on observe quelques sensilles. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R111/32/0201+2, voir figure 4, sauf pour l'abd. IV, dont les macrochètes ont la disposition habituelle. Chétotaxie de l'abd. II: $pABq_1q_2$. Base du labium: m_1m_2r e l_1l_2; ces soies sont lisses ou rugueuses et r est rudimentaire. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. La dent impaire de la griffe est petite et située à environ 36% de sa crête interne (fig. 6). La forme des dents proximales ressemble plus à celle du groupe *virei* que les dessins de BONET en laissent supposer (BONET 1931: 341, fig. XXI). La proximale postérieure est plus grande et à peine moins distale que la proximale antérieure. Le bord interne de l'empodium (fig. 6) est légèrement échancré dans sa moitié distale. Ergot tibiotarsal non spatulé (fig. 6). Le mucron est plutôt ramassé, mais sa dent apicale est plus développée que l'anteapicale.

Stations :

Partzan covia (Partchancovia), Cegama, Azpeitia, Guipúzcoa, 3 topotypes, 2.IX.1919 (Biospeologica n° 963).

Cueva de San Adrian, Cegama, Azpeitia, Guipúzcoa, 5 exemplaires, 1.IX.1919 (Biospeologica n° 962).

Azkonar sulueta, Oñate, Vergara, Guipúzcoa, 7 exemplaires, 31.VIII.1919 (Biospeologica n° 961).

Cueva de Aitzquirri, Oñate, Vergara, Guipúzcoa, 15 exemplaires, 31.VIII.1919 (Biospeologica n° 959).

Cueva de San Valerio, Mondragón, Vergara, Guipúzcoa, 20 exemplaires, 30.VIII.1919 (Biospeologica nº 958).

Idem, 12 exemplaires, 8.VII.1913 (Biospeologica nº 681).

Cueva de Irurixo, Vergara, Guipúzcoa, 2 exemplaires, leg. Elosegui, 24.IX.1950 (coll. Cassagnau).

Cueva Gesaltza, Guipúzcoa, 3 exemplaires, leg. Coiffait, 30.VII.1951 (coll. Cassagnau).

Cueva de Orobe, Olazagutia, Pamplona, Navarra, 3 exemplaires, 3.IX.1919 (Biospeologica nº 964).

Idem, 1 exemplaire (Biospeologica nº 964A).

Distribution géographique :

Ps. pieltaini se trouve exclusivement dans les grottes de la petite chaîne montagneuse de la Sierra de San Adrian (sommet: Aitzgorri), à la frontière sud de la province de Guipúzcoa, empiétant légèrement à l'est sur la province de Navarra (Cueva de Orobe), où elle est continuée par la Sierra de Aralar, dont les grottes sont habitées par l'espèce voisine, *Ps. antennata.*

Pseudosinella subterranea Bonet, 1929

Fig. 7

Taxonomie et évolution :

Outre le matériel cité ci-dessous, nous avons examiné 6 individus de la collection de Bonet, provenant de la Cueva de Mendicute (Guipúzcoa).

Comme nous l'avons déjà dit, *Ps. subterranea* est très proche de *Ps. pieltaini*, les deux espèces étant non seulement à peu près du même niveau adaptatif, mais encore très voisines généalogiquement.

Elles se distinguent principalement par le plus grand développement de la dent proximale postérieure de la griffe chez *subterranea* (figs. 6 et 7).

Redescription :

Taille: 1,7-2,4 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 2,3-3,2. L'organe antennaire III est pourvu de deux sensilles ovoïdes; et vers l'apex de l'ant. II il y a un sensille de forme semblable. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R111/32/0201+2, voir figure 4, sauf pour l'abd. IV, dont les macrochètes ont la disposition habituelle. Chétotaxie de l'abd. II: $pABq_1q_2$. Base du labium: M_1 (m_1) $m_2rel_1l_2$; r est rudimentaire, et les autres soies sont lisses ou rugueuses, M_1 pouvant être également ciliée. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. La dent impaire de la griffe (fig. 7) est située à environ 33%

de sa crête interne. Cette dent est quasi imperceptible, devant laquelle il y a une faible expansion arrondie. La dent proximale postérieure est beaucoup plus grande que la proximale antérieure, qui néanmoins est assez développée. Empodium indistinctement échancré dans la moitié distale de son bord interne (fig. 7). Ergot tibiotarsal non spatulé (fig. 7). Mucron plus ou moins allongé, sa dent apicale étant beaucoup plus grande que l'anteapicale.

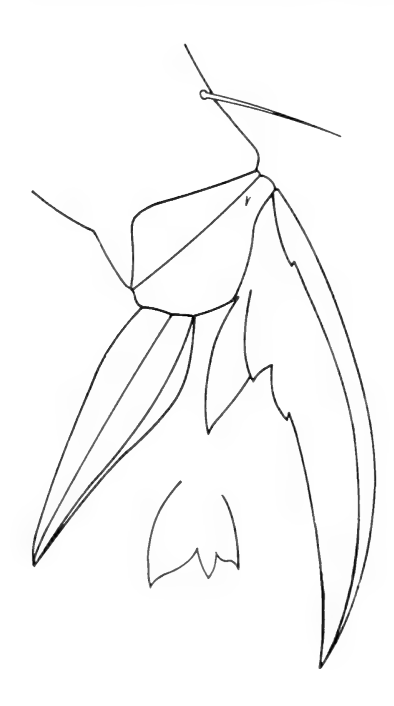


FIG. 7.

Pseudosinella subterranea.
Griffe III, face antérieure. Topotype.

Stations :

Cueva de Mendicute, Albistur, Tolosa, Guipúzcoa, 8 topotypes, 20.VIII.1919 (Biospeologica n° 948).

Idem, 1 topotype, 30.IV.1919 (Biospeclogica n° 996).

Idem, 1 topotype, 9.X.1917 (Biospeologica n° 867).

Cueva de Chorrote, Albistur, Tolosa, Guipúzcoa, 5 exemplaires, 20.VIII.1919 (Biospeologica n° 947).

Cueva de Hernialde, Hernialde, Tolosa, Guipúzcoa, 50 exemplaires, 21.VIII.1919 (Biospeologica n° 950).

Idem, 2 exemplaires, 10.IX.1917 (Biospeologica n° 863).

Grotte Sagain-Zelaiko-Kobea, Asteasu, Guipúzcoa, 3 exemplaires, leg. Strinati, 12.VI.1966 (Lg 16 — Muséum de Genève).

Grotte Itxaropena-Ko-Kobea I, Asteasu, Guipúzcoa, 9 exemplaires, leg. Strinati, 12.VI.1966 (Lg 17 — Muséum de Genève).

Galeries artificielles de Tolosa, Tolosa, Tolosa, Guipúzcoa, 8 exemplaires, 21.VIII.1919 (Biospeologica n° 973).

Cueva del Kursaal, Alza, San Sebastian, Guipúzcoa, 8 exemplaires, 16.VIII.1917 (Biospeologica n° 859).

Cuevas de Landarbáso, Renteria, San Sebastian, Guipúzcoa, 8 exemplaires, 18.VIII.1919 (Biospeologica n° 945).

Cueva de Utzcorta becoa, Bilbao, Bilbao, Vizcaya, 1 exemplaire, 8.IX.1919 (Biospeologica n° 968).

Distribution géographique :

Ps. subterranea habite les grottes dans les environs de Tolosa, de San Sebastıan et de Bilbao.

Pseudosinella suboculata BONET, 1931

Taxonomie et évolution :

Outre les exemplaires mentionnés dans les stations, nous avons encore examiné un spécimen de la collection de Bonet, provenant de la Cueva de la Llongar (Oviedo).

L'espèce connue actuellement qui se rapproche davantage de *Ps. suboculata* doit être *Ps. goughi* n. sp. En effet, ils présentent les mêmes détails chétotaxiques fondamentaux, ce qui prouve leur parenté généalogique. En ce qui concerne le niveau adaptatif, la griffe de *Ps. goughi* n. sp. (fig. 8) semble plus évoluée que celle de l'espèce de BONET (voir fig. XII (1, 2, 3) in: BONET 1931: 328), parce qu'elle est un peu plus élancée et ne possède pas de dent impaire; il en est de même pour l'empodium, qui tend à être échancré dans la moitié distale de son bord interne chez *goughi*. Les antennes, par contre, sont moins longues chez *goughi*, ce qui est un caractère plus primitif.

Comme nous l'avons dit (GISIN et GAMA 1969: 167), *Ps. suboculata* est aussi relativement voisin de *Ps. superoculata* GISIN et GAMA, 1969.

Redescription :

Taille: 2-2,5 mm. Nos spécimens étaient complètement dépigmentés, ce qui était probablement dû à leur état de conservation; BONET décrit qu'il y a du pigment diffus sur tout le corps et surtout sur la face ventrale, et concentré sur les yeux et le front; que les antennes et les coxae sont aussi pigmentées. 6+6 yeux. Antennes/diagonale céphalique = 2-2,3. Les deux sensilles de l'organe antennaire III sont cylindriques; et vers l'apex de l'ant. II on observe un autre sensille. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R000/00/0101+2. Chétotaxie de l'abd. II: —aBq_1q_2. Base du labium: $M_1m_2Rel_1l_2$; M_1 et R sont ciliés, les autres poils sont lisses ou rugueux. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Griffe, voir figure XII (1, 2, 3) in: BONET 1931: 328. Chez nos exemplaires, la dent impaire de la griffe est située à environ 60% de la crête interne, bien que BONET en indique 2/3. Les dents proximales sont assez étroites et pointues, la proximale postérieure étant plus grande et un peu plus basale que la proximale antérieure; la dent impaire est beaucoup moins développée que les dents proximales. Pour l'empodium et l'ergot tibiotarsal, qui est faiblement spatulé, voir figure XII (1, 2) in: BONET 1931: 328. La dent apicale du mucron est un peu plus grande que l'anteapicale.

Stations :

Cueva de Quintanal (près de la localité-type), Balmori, Llanes, Oviedo, 2 exemplaires, 18.VII.1910 (Biospeologica n° 393).

Cueva de Bolao, Llanes, Oviedo, 1 exemplaire, 4.VII.1913 (Biospeologica n° 677).

Distribution géographique :

Ps. suboculata est connu de grottes dans les provinces de Oviedo et de Navarra.

Pseudosinella goughi n. sp.

Fig. 8

Taxonomie et évolution :

Ps. goughi n. sp. est le seul représentant oculé connu de la lignée généalogique des *Pseudosinella*, dont l'espèce-mère est *Lepidocyrtus pseudosinelloides* GISIN, 1967*a* (p absent sur l'abd. II, R cilié sur la base du labium), chez lequel la dent impaire de la griffe fait défaut.

Des espèces connues actuellement, ce sont *Ps. suboculata* et *Ps. superoculata* qui se rapprochent davantage de la nouvelle espèce du point de vue généalogique; mais sa griffe ressemble plus à celle de *suboculata* par la forme des dents proximales, bien qu'elles soient plus allongées et saillantes chez *goughi*; toutefois chez *suboculata* (voir fig. XII (1, 2, 3) in: BONET 1931: 328), la dent impaire de la griffe est présente ainsi que d'ailleurs chez *superoculata* (voir fig. 24 in: GISIN et GAMA 1969: 167).

La griffe de *Ps. goughi* n. sp. (fig. 8) rappelle celle de *Ps. cavernarum* (MONIEZ, 1893), bien qu'elle soit plus grêle, sans expansion arrondie et que l'empodium ne soit pas nettement échancré comme c'est le cas chez l'espèce de MONIEZ. Néanmoins, ces deux espèces appartiennent à des lignées généalogiques absolument distinctes, l'ancêtre de la lignée généalogique de *cavernarum* étant *Lep. pallidus* REUTER emend. GISIN, 1965 (p présent sur l'abd. II, r rudimentaire sur la base du labium).

FIG. 8.

Pseudosinella goughi n. sp.
Griffe III, face antérieure. Holotype.

Description :

Taille: 1,8-1,9 mm. Le pigment est faiblement disséminé sur tout le corps et portions proximales des pattes et concentré sur les 6+6 ou 7+7 yeux; il semble que ce sont les yeux H et F qui font défaut, mais parfois il paraît que H est présent.

Antennes/diagonale céphalique = 1,7-1,8. Les deux sensilles de l'organe antennaire III sont cylindriques, allongés, près desquels on observe 2-6 sensilles supplémentaires de forme semblable. Vers l'apex de l'ant. II il y a un sensille de forme identique. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R000/00/0101+2 avec la disposition habituelle. Chétotaxie de l'abd. II: —aBq_1q_2. Base du labium: m_1 (M_1) $m_2Rel_1l_2$; m_1 peut être lisse ou cilié, R est cilié et les autres soies sont lisses ou faiblement rugueuses. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Griffe, voir figure 8. Sa dent impaire est absente et ses dents proximales, situées au même niveau, sont très allongées et pointues, la proximale postérieure étant plus développée que l'antérieure. Le bord interne de l'empodium est très légèrement échancré, presque droit, dans sa moitié distale (fig. 8). Ergot tibiotarsal pointu (fig. 8). La dent apicale du mucron est plus grande que l'anteapicale.

Station :

Cueva Dobros, Pica de Europa, Santander, 4 exemplaires, leg. M. M. Strath (Nottingham University Students Union Speleological Expedition 1970), 6.VIII.1970, Cave Research Group, Nu/012, Nu/026, Nu/030.

Types :

L'holotype, monté sur lame, est déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les trois paratypes, aussi en préparations, se trouvent au British Museum (Natural History) de Londres, au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra et dans la collection de M. Gough.

Résumé

Les auteurs redécrivent neuf espèces et une sous-espèce de Bonet du genre *Pseudosinella*, appartenant à la collection Biospeologica d'Espagne, décrivent une espèce nouvelle, *Ps. goughi* n. sp., du même pays, et donnent une caractérisation taxonomique sommaire de *Ps. sexoculata*. La position phylogénétique de la plupart de ces *taxa* est également considérée.

Zusammenfassung

Die Autoren geben eine Wiederbeschreibung von neun Arten und einer Unterart von Bonet aus der Gattung *Pseudosinella* auf Grund der Sammlung Biospeologica aus Spanien. Ferner beschreiben sie eine neue Art, *Ps. goughi*, aus diesem Land und charakterisieren summarisch die taxonomische Stellung von *Ps. sexoculata*. Die phylogenetischen Zusammenhänge der meisten dieser Taxa werden ebenfalls behandelt.

Summary

The authors redescribe nine Bonet's species and one subspecies of the genus *Pseudosinella*, belonging to the Biospeologica collection from Spain, describe one new species, *Ps. goughi* n. sp., from the same country, and give a summarised taxonomic caracterisation of *Ps. sexoculata.* The phylogenetic position of the most of these *taxa* is considered too.

BIBLIOGRAPHIE PRINCIPALE

Absolon, K. 1901. *Über einige teils neue Collembolen aus den Höhlen Frankreichs und des südlichen Karstes.* Zool. Anz. 24: 82-90.

Bonet, F. 1929. *Colémbolos cavernícolas de España.* Eos 5: 5-32.

— 1931. *Estudios sobre Colémbolos cavernícolas con especial referencia a los de la fauna española.* Mem. Soc. esp. Hist. nat. 14: 231-403.

Gisin, H. 1963. *Collemboles cavernicoles du Jura méridional et des Chaînes subalpines dauphinoises.* Ann. Spéléol. 18: 271-286.

— 1965. *Nouvelles notes taxonomiques sur les Lepidocyrtus.* Rev. Ecol. Biol. Sol 2: 519-524.

— 1965*a*. *Pseudosinella dobati n. sp., cavernicole nouveau de l'Alsace, et sur Onychiurus handschini hussoni Denis, nov. comb.* Rass. speleol. ital. 17: 1-2.

— 1966. *Signification des modalités de l'évolution pour la théorie de la systématique.* Z. zool. Syst. Evolut. forsch. 4: 1-12.

— 1967. *La systématique idéale.* Z. zool. Syst. Evolut. forsch. 5: 111-128.

— 1967*a*. *Deux Lepidocyrtus nouveaux pour l'Espagne.* Eos 42: 393-396.

— 1967*b*. *Espèces nouvelles et lignées évolutives de Pseudosinella endogés.* Mem. Est. Mus. zool. Univ. Coimbra 301: 1-21.

— et M. M. da Gama, 1969. *Espèces nouvelles de Pseudosinella cavernicoles.* Rev. suisse Zool. 76: 143-181.

— 1970. *Pseudosinella cavernicoles de France.* Rev. suisse Zool. 77: 161-188.

— 1970*a*. *Notes taxonomiques et évolutives sur quatre espèces de Pseudosinella cavernicoles.* Rev. suisse Zool. 77: 293-303.

Jeannel, R. et E. G. Racovitza, 1910. *Enumération des grottes visitées 1908-1909 (troisième série).* Biospeologica XVI. Arch. Zool. exp. gén. 5e sér. 5: 67-185.

— 1912. *Enumération des grottes visitées 1909-1911 (quatrième série).* Biospeologica XXIV. Arch. Zool. exp. gén. 5e sér. 9: 501-667.

— 1914. *Enumération des grottes visitées 1911-1913 (cinquième série).* Biospeologica XXXIII. Arch. Zool. exp. gén. 53: 325-558.

— 1918. *Enumération des grottes visitées 1913-1917 (sixième série).* Biospeologica XXXIX. Arch. Zool. exp. gén. 57: 203-470.

— 1929. *Enumération des grottes visitées 1918-1927 (septième série).* Biospeologica LIV. Arch. Zool. exp. gén. 68: 293-608.

Tome 79, fasc. 1, n° 10: 279-286 — Mars 1972

Deux nouvelles espèces de *Pseudosinella* endogés d'Europe (Collemboles, Entomobryides)

par

Norbert STOMP
Laboratoire de Biologie de l'Athénée Grand-Ducal, Luxembourg

Avec 6 figures

Le matériel que le Professeur Paul Cassagnau (Toulouse) a ramené d'une mission en Grèce contenait des *Pseudosinella* à 3 + 3 et à 5 + 5 yeux, dont une espèce non encore décrite. Une autre espèce nouvelle de *Pseudosinella* endogé vient d'être découverte au Grand-Duché de Luxembourg. Leur description et la discussion de leurs affinités taxonomiques sont l'objet du présent travail.

Je remercie bien sincèrement M. le Professeur P. Cassagnau qui m'a envoyé à plusieurs reprises des *Pseudosinella* récoltés en Grèce.

Que M^lle^ le D^r^ Maria Manuela Da Gama (Coimbra) accepte également mes meilleurs remerciements pour les précieux conseils qu'elle m'a donnés concernant ce travail.

A. Une nouvelle espèce de Pseudosinella à 5 + 5 yeux provenant du Grand-Duché de Luxembourg.

Pseudosinella mauli n. sp.

Fig. 1, 2, 3

Je dédie cette espèce bien respectueusement à la mémoire de M. Gustave Maul (†) qui fut pendant sept ans mon professeur de Biologie.

Diagnose

Taille: 1,0 à 1,3 mm. Pigment bleu noir réparti par petits points sur l'ensemble du corps, spécialement sur la tête, les antennes et les coxae. Taches oculaires bleu foncé avec 5 + 5 yeux de part et d'autre (fig. 1). Le cornéule postérieur a la même

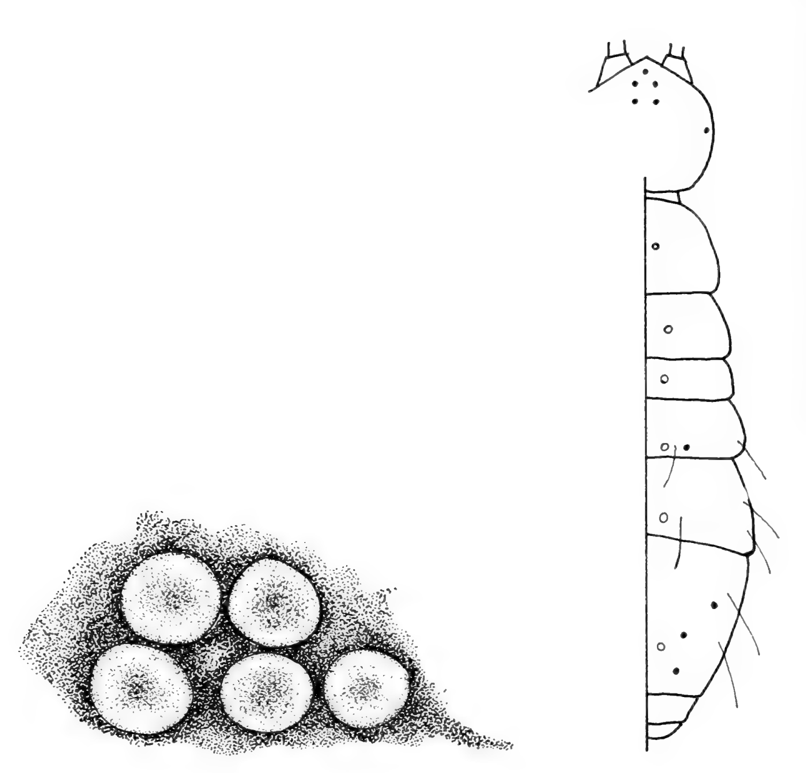


Fig. 1.
Pseudosinella mauli n. sp.
Yeux, côté gauche.

Fig. 2.
Pseudosinella mauli n. sp.
Répartition des macrochètes dorsaux.

grandeur que les autres. Antennes/diagonale céphalique = 1,3. Macrochètes dorsaux: R001/00/0101+2 (fig. 2). Chétotaxie de l'abd. II: pabq. Chétotaxie de la base du labium: $M_1M_2ErL_1L_2$; tous les poils sont nettement ciliés, sauf r qui est réduit. Soie accessoire s sur l'abd. IV présente. Plaques dorsoapicales du manubrium pourvues chacune de 2 soies internes et de 3 externes par rapport aux 2 pseudopores. Ergot tibiotarsal faiblement spatulé. Griffes (fig. 3) avec dent impaire située à environ 65% de la crête interne. La dent proximale antérieure est plus petite que la postérieure et elle est insérée un peu plus distalement.

Evolution et taxonomie.

L'atrophie du poil *r* sur le labium et la présence du poil *p* sur l'abd. II rangent *Pseudosinella mauli* dans la lignée des *Pseudosinella* qui dérivent de *Lepidocyrtus pallidus* Reuter emend. Gisin 1965. La présence du microchète accessoire *s* sur l'abd. IV montre que l'espèce doit appartenir à la branche qui dérive de *Pseudo-sinella terricola* Gisin 1967 et qui mène vers *Pseudosinella alba* (Packard) 1873 (cf. STOMP, 1971). *Ps. mauli* n. sp. est la seule espèce endogée à 5 + 5 yeux, actuellement connue, à posséder le microchète accessoire *s* sur l'abd. IV. Elle ne se distingue par ailleurs de *Ps. terricola* que par le seul nombre des yeux.

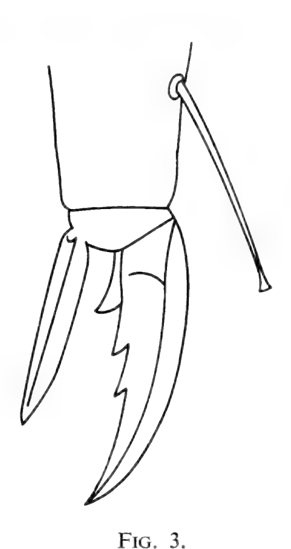


FIG. 3.

Pseudosinella mauli n. sp. Griffe 3, face antérieure.

Station [1]

Lullange (Grand-Duché de Luxembourg), station de l'holotype; dans la chambre de captage alimentant le village en eau potable; sur l'eau et sur les parois; 6 exemplaires; 23.7.1968.

Types

Holotype et un paratype montés sur lame, au Muséum d'Histoire naturelle de la Ville de Genève. D'autres paratypes se trouvent dans ma collection personnelle.

B. Deux Pseudosinella endogés provenant de Grèce.

1. **Pseudosinella annemariae** n. sp.

Fig. 4, 5, 6

L'espèce est dédiée à ma fille Anne-Marie.

Diagnose

Taille: 0,8-à 1,1 mm. Pas de pigment, sauf dans les taches oculaires. Deux taches oculaires de part et d'autre, analogues à celles de *Pseudosinella sexoculata*,

[1] M[lle] M. M. Da Gama m'écrit que dans les notes de GISIN elle avait trouvé une espèce de *Pseudosinella* provenant de Genève, avec la même chétotaxie du labium, s présent, et la même chétotaxie de l'abd. et du thor. que *Ps. mauli*. Les autres caractères ne sont pas indiqués parce qu'ils n'étaient pas observables; un seul exemplaire (Da Gama, in litteris).

portent 3 + 3 yeux. Les deux cornéules antérieurs, bien visibles, sont situés à une distance relativement grande du cornéule postérieur (distance égale à environ 3 fois le diamètre d'un cornéule antérieur). Le cornéule postérieur, difficilement visible, est assez réduit; son diamètre atteint à peine la moitié de celui d'un cornéule antérieur (fig. 4). Antennes/diagonale céphalique = 1,3. Chétotaxie de l'abd. II: $paBq_1q_2$ (fig. 5). Macrochètes dorsaux: R011/10/0101+2. Base du labium:

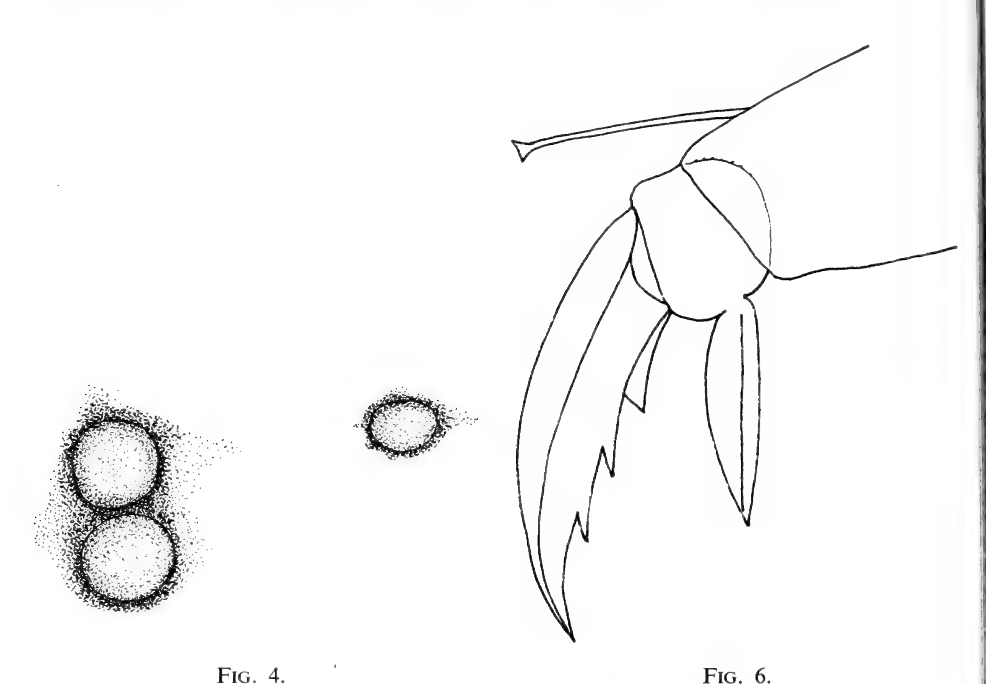


FIG. 4.

Pseudosinella annemariae n. sp.
Yeux, côté gauche.

FIG. 6.

Pseudosinella annemariae n. sp.
Griffe 3, face antérieure.

$M_1m_2rel_1l_2$; le poil *r* est rudimentaire, M_1 est cilié, les autres poils sont lisses ou rugueux. Abd. IV: soie accessoire s présente. Plaques dorsoapicales du manubrium avec 2 poils internes et 2 à 3 externes par rapport aux deux pseudopores. Griffe (fig. 6) avec dent impaire relativement saillante et assez éloignée de la base; située à une distance d'environ 75% de la longueur de la crête interne. La dent proximale postérieure est plus basale et plus grande que la dent proximale antérieure. La conformation de la griffe correspond par ailleurs assez bien à celle de *Ps. sexoculata.*

Evolution et taxonomie

Pseudosinella annemariae présente le microchète accessoire *s* sur l'abd. IV, caractère qui le place dans la descendance de *Ps. terricola*, lui-même dérivant de

Lepidocyrtus pallidus Reuter emend. Gisin 1965 (*p* présent sur l'abd. II, *r* rudimentaire au labium).

Ps. annemariae se distingue de *Ps. soniae* Dallai 1968 par divers caractères importants concernant surtout l'abd. IV (*s* absent chez *Ps. soniae*) et la chétotaxie de la base du labium (L_2 cilié chez *Ps. soniae*). La conformation des yeux est aussi très différente.

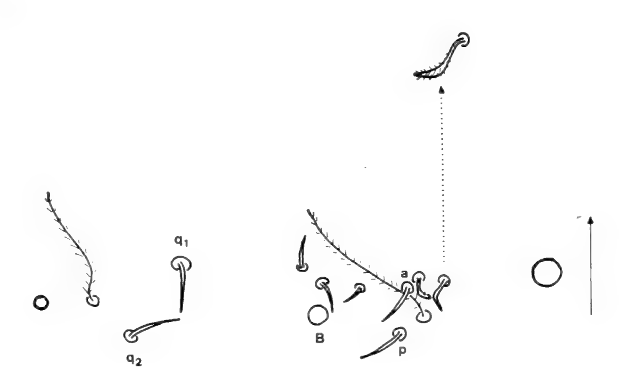


FIG. 5.

Pseudosinella annemariae n. sp. Chétotaxie de l'abd. II.

Ps. annemariae est voisine de *Pseudosinella sexoculata* Schött 1902: elle présente notamment un caractère dérivé important, les soies de la base du labium el_1l_2 (lisses). Par contre sur l'abd. II le poil *q* n'est que peu développé (q_1) alors que *Ps. sexoculata* présente Q_1q_2. Sur le thor. II *Ps. annemariae* porte 1 + 1 macrochètes (pas de macrochète sur le thorax de *Ps. sexoculata*).

GISIN (1967*b*) écrit que le macrochète Q_1 caractérise toujours une impasse évolutive chez les *Pseudosinella* endogés. *Pseudosinella annemariae* serait donc à placer dans une branche voisine plutôt que dans l'ascendance directe de *Pseudosinella sexoculata*.

Stations

Voici la liste des prélèvements que M. P. Cassagnau a effectués en Grèce:

a. Péloponnèse. Col de Bithyna, vers 1000 m d'altitude; forêt de sapins sur terre rougeâtre; 29.3.67.

8 — Mousses sur le sol, épaisses et humides, en sous-bois: 3 exemplaires (station de l'holotype).

10 — Litière et humus de sapin, au pied d'un rocher vertical: plusieurs exemplaires.

11 — Mousses rases sur le sol, à découvert: 1 exemplaire.

b. Ile d'Eubée, massif du Dirfys; pente Nord, vers 1000 m d'altitude, 15.4.67.

42 — Litière et humus de sapins et châtaigniers, entre les névés: deux exemplaires.

c. Eurytanie, près de Karpenission, 9.4.67.

36 — Litière et mousses humides sur le sol, au-dessus du village de Tymfristos, bois de chataigniers et de sapins, vers 950 m d'altitude: plusieurs exemplaires.

Types

Holotype et un paratype montés sur lame se trouvent au Muséum d'Histoire naturelle de la Ville de Genève. Autres paratypes dans ma collection personnelle.

2. **Pseudosinella albida** (Stach, 1930) sensu Stomp 1971

Remarques taxonomiques

Les *Pseudosinella* à 5 + 5 yeux que j'ai examinés en provenance de Grèce appartiennent sans aucun doute à l'espèce *albida* dont j'ai fait la redescription dans un travail récent (Stomp, 1971).

Principaux caractères chétotaxiques: Labium: $MrEL_1L_2$. Abd. II: $paBq_1q_2$. Abd. IV: s présent. Macrochètes dorsaux: R111/10/0101+2.

En ce qui concerne la pigmentation de *Ps. albida*, l'examen des exemplaires de Grèce me permet de rectifier et de compléter mes données antérieures (cf. Stomp, 1971: 181-182). J'avais admis, de même que Stach (1930: 67), que *Pseudosinella albida* serait caractérisé par sa couleur blanche. Les spécimens de Grèce sont par contre assez fortement pigmentés. Le pigment bleu foncé, concentré dans les taches oculaires, est diffus sur la tête, le thorax, l'abdomen ainsi que sur les coxae et l'ensemble des articles antennaires. En tenant compte des données antérieures, on devra donc conclure que pour l'espèce en question le degré de pigmentation n'a aucune valeur systématique. Il est extrêmement variable d'une population à l'autre et au sein d'une population, d'un individu à l'autre.

Répartition

Tous les prélèvements de Grèce énumérés plus haut (cf. *Ps. annemariae*) contenaient aussi de nombreux exemplaires de *Ps. albida*. Un prélèvement ne contenait que des *Ps. albida*:

30 — Ile d'Eubée, presqu'île de Lichas, entre Yaltra et Keramon, 3.4.67. Mousses rases et lichens au sol, en sous-bois de Pin d'Alep, au bord de la mer: de nombreux exemplaires.

Pseudosinella albida semble donc bien représenter un élément méditerranéen typique, comme le démontrent les lieux de capture connus (Stomp, 1971): il est en effet signalé de trois pays du bord septentrional de la Méditerranée, d'Espagne, d'Italie et de Grèce, où il fut d'ailleurs aussi récolté par M. le D[r] Bernd Hauser (Da Gama in litt.).

Je suis tenté d'admettre que l'unique exemplaire (juvénile et fortement endommagé) de *Pseudosinella wahlgreni* (Börner, 1907), trouvé par WAHLGREN (1906) dans la région du Caire, serait identique à *Pseudosinella albida*. Si l'examen d'individus topotypiques d'Egypte venait à confirmer cette hypothèse, le nom *wahlgreni* (Börner) aurait priorité sur *albida* (Stach) et les discussions au sujet de cette espèce pourraient être considérées comme définitivement closes.

Résumé

Description de deux nouvelles espèces de *Pseudosinella* endogés: *Pseudosinella mauli* à 5 — 5 yeux, provenant du Grand-Duché de Luxembourg et *Pseudosinella annemariae* à 3 — 3 yeux, provenant de Grèce. Notes sur la taxonomie et la répartition de *Pseudosinella albida* (Stach, 1930) sensu Stomp 1971.

Zusammenfassung

Beschreibung von zwei neuen erdbewohnenden *Pseudosinella*-Arten: *Pseudosinella mauli* mit 5 — 5 Augen, aus dem Grossherzogtum Luxemburg und *Pseudosinella annemariae* mit 3 — 3 Augen, aus Griechenland. Bemerkungen zur Taxonomie und Verbreitung von *Pseudosinella albida* (Stach 1930) sensu Stomp 1971.

Summary

Description of two new endogean *Pseudosinella* species: *Pseudosinella mauli* with 5 — 5 eyes (Grand-Duchy of Luxemburg) and *Pseudosinella annemariae* with 3 — 3 eyes, from Greece. Notes on the taxonomy and geographic repartition of *Pseudosinella albida* (Stach 1930) sensu Stomp 1971.

BIBLIOGRAPHIE

BONET, F. 1931. *Estudios sobre Colémbolos cavernicolas con especial referencia a los de la fauna espanola.* Mem. Soc. esp. Hist. nat. 14: 231-403.

BÖRNER, C. 1906. *Collembolen aus Ostafrika, Madagaskar und Südamerika. Voelskow Reise in Ostafrika in den Jahren 1903-1905.*

CHRISTIANSEN, K. and D. CULVER. 1968. *Geographical variation and evolution in Pseudosinella hirsuta.* Evolution 22: 237-255.

— 1969. *Geographical variation and evolution in Pseudosinella violenta (Folsom).* Evolution 23: 602-621.

DALLAI, R. 1968. *Ricerche sui Collemboli. III. Nuovi reperti sull'Isola d'Ischia.* Atti Accad. Fisiocr., ser. 13, 17: 92-105.

GISIN, H. 1963. *Collemboles d'Europe V.* Rev. suisse Zool. 70: 77-101.

— 1964*a*. *Collemboles d'Europe VII.* Rev. suisse Zool. 71: 649-678.

— 1965. *Nouvelles notes taxonomiques sur les Lepidocyrtus.* Rev. Ecol. Biol. Sol 2: 519-524.

— 1966. *Signification des modalités de l'évolution pour la théorie de la systématique.* Z. Zool. Syst. Evol Forsch. 4: 1-12.

— 1967. *La systématique idéale.* Z. Zool. Syst. Evol Forsch. 5: 111-128.

— 1967*a*. *Deux Lepidocyrtus nouveaux pour l'Espagne.* Eos 42: 393-396.

— 1967*b*. *Espèces nouvelles et lignées évolutives de Pseudosinella endogés.* Mem. Est. Mus. zool. Univ. Coimbra 301: 1-21.

SCHOTT, H. 1902. *Etudes sur les Collemboles du Nord.* K. svenska Vetensk. Akad. Handl. 28 (4): 1-48.

STACH, J. 1930. *Apterygoten aus dem nördlichen und östlichen Spanien gesammelt von Dr. F. Haas in den Jahren 1914-1919.* Abh. senckenb. Naturforsch. Ges. 42: 1-83.

STOMP, N. 1971. *Contribution à l'étude des Pseudosinella endogés. Espèces européennes de Pseudosinella à 5 + 5 yeux.* Rev. Ecol. Biol. Sol 8, 1: 173-188.

WAHLGREN, E. 1906. *Apterygoten aus Agypten und dem Sudan nebst Bemerkungen zur Verbreitung und Systematik der Collembolen. Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and the White Nile*, pp. 17-18.

Tome 79, fasc. 1, n° 11: 287-359. — Mars 1972

Le polymorphisme chromosomique des *Mus* (Leggadas) africains. Cytogénétique, zoogéographie, évolution

par

Martine JOTTERAND

Université de Lausanne — Institut de Biologie animale et de Zoologie

Avec 91 figures dans le texte

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Les souris africaines forment un ensemble suffisamment homogène, au double point de vue de la taxonomie et de la cytologie, pour qu'il soit désirable de disposer d'une dénomination collective embrassant toutes les formes attribuées par ELLERMANN (1941) aux groupes *bufo/triton*, *musculoides* et *tenellus*. Si le genre *Leggada*, créé par GRAY (1837) pour une souris indienne et dans lequel THOMAS (1919) avait proposé de placer les espèces africaines, n'est plus considéré comme valide par les Taxonomistes, le terme « Leggada », consacré par l'usage, peut être conservé, étant entendu qu'il ne prend pas rang dans la hiérarchie des taxons.

D'entre les cas de polymorphisme chromosomique décrits chez les Mammifères, celui des Leggadas a été particulièrement étudié par MATTHEY, de 1958 à 1970. Une mise au point portant sur 213 individus a été publiée en 1966 par cet auteur qui, ultérieurement, en plus de données relatives à 40 nouveaux spécimens (1970*a*), a apporté dans deux notes, dont l'une en collaboration avec moi (1970*b* et 1970*c*) quelques-uns des résultats développés dans ce travail. Ces dernières observations se révélant prometteuses, le professeur Matthey m'a alors proposé l'étude d'un matériel très riche provenant de Côte d'Ivoire et de République Centrafricaine (cf. Matériel et Technique), mon travail devant comporter deux parties: la première est une étude descriptive consacrée à la cytologie comparée des Leggadas en relation avec les problèmes taxonomiques et phylétiques que le

groupe pose, la seconde recourt à la méthode autoradiographique, l'analyse de la chronologie selon laquelle les chromosomes interphasiques effectuent leur synthèse pouvant contribuer à répondre aux questions que suscite la morphologie des chromosomes sexuels.

J'ai donc l'agréable tâche de m'acquitter ici d'une dette de reconnaissance tout d'abord envers le professeur R. Matthey (Institut de Biologie animale et de Zoologie, Lausanne) qui a constamment suivi le cours des recherches exposées dans la première partie de cette thèse et qui m'a fait profiter de sa longue expérience dans le domaine de la cytogénétique. Je remercie ensuite le professeur W. Schmid (Genetisches Labor, Kinderspital, Zurich) qui m'a initiée aux techniques raffinées de l'autoradiographie, au cours des quelques semaines passées dans son institut. Auparavant déjà, le Dr N. Odartchenko (ISREC, Lausanne) avait guidé mes premiers pas dans ce domaine. Le Dr F. Petter (Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris) m'a procuré la plus grande partie de mon matériel et a assumé l'étude taxonomique de mes souris. Le Dr P. Hunkeler (Adiopodoumé) m'a envoyé des Leggadas de Côte d'Ivoire. Je suis enfin très reconnaissante à Mlle Pavillard (ISREC, Lausanne) et Mme Schär (Zurich) de leur aide technique et M. E. Cornu, préparateur, s'est chargé de la plus grande partie de la documentation photographique.

PREMIÈRE PARTIE

Cytogénétique des Leggadas originaires de Côte d'Ivoire et de République Centrafricaine

1. MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les 150 Leggadas étudiées appartiennent à trois entités systématiques distinctes, soit deux espèces nouvelles décrites par Petter (1970), *Mus oubanguii* et *M. goundae* et l'ensemble des formes groupées en une super-espèce sous le nom de *M. minutoides/musculoides.* La plupart des sujets proviennent de République Centrafricaine (fig. 1) où ils ont été capturés par le Dr F. Petter au cours d'une mission financée par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique et par le Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Les autres Leggadas sont originaires de Côte d'Ivoire et du Sénégal.

Technique. — Une heure et demie avant de sacrifier l'animal, nous lui injectons 0,3 ml d'une solution 1‰ de Colcémide Ciba dans la cavité péritonéale. Après narcose à l'éther, nous prélevons la rate et, suivant le sexe de l'individu, les testicules ou les ovaires, que nous découpons en menus fragments, après les avoir immergés dans une solution hypotonique (citrate de sodium 1‰). Ce prétraitement, d'une durée de 13 minutes est suivi par la fixation à l'acide acétique 50% (30 minutes environ). Chaque fragment est déposé sur une lame albuminée dans une goutte de fixateur, recouvert d'une lamelle grasse, et écrasé au moyen d'une presse à levier. Les préparations sont placées dans une cuvette à rainures contenant de l'alcool 70°, jusqu'à ce que les lamelles se décollent. La coloration se fait à l'hémalun acide (durée: 15 à 20 minutes) et le montage au baume de Canada.

Les positifs des microphotos (× 1800) ont été tirés à partir de négatifs dont le grossissement est de 600 (Immersion 1/16; oc. comp. × 12).

Les mesures de longueur que je donne et l'indication de l'Indice centromérique devraient toujours être précédées du signe ~ (environ).

Lorsque les mesures ont été prises sur un seul caryotype, elles sont représentées par un chiffre unique. Lorsque plusieurs caryotypes du même individu — ou de plusieurs individus ayant la même formule chromosomique — ont été analysés, les deux chiffres donnés correspondent aux valeurs extrêmes observées.

En effet, si, d'un caryotype à un autre, les proportions relatives des chromosomes occupant la même place dans une sériation par ordre de longueur sont constantes, les dimensions observées varient selon l'espèce cellulaire, le degré de spiralisation à chaque stade de la mitose, certainement aussi sous l'influence de la fixation.

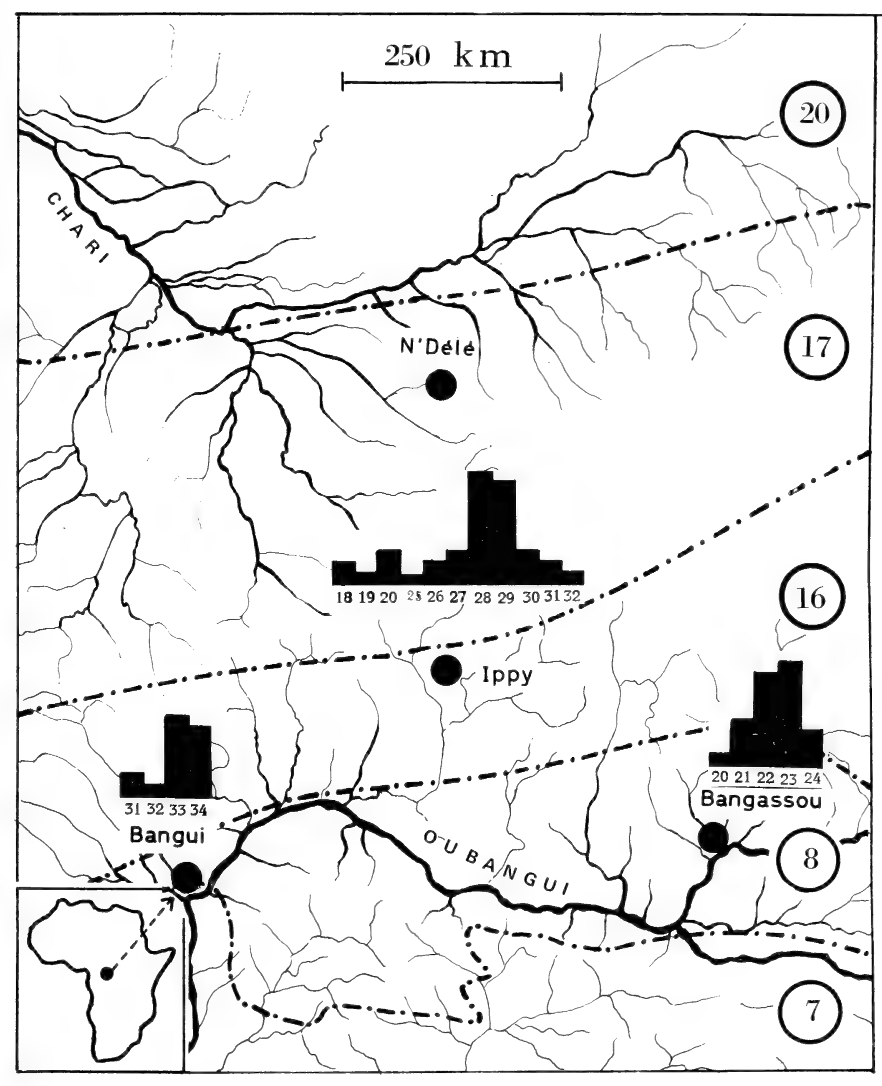


FIG. 1.

M. minutoides/musculoides. Les points de capture en République Centrafricaine. Les lignes pointillées délimitent les zônes de végétation. 7: forêt dense humide de basse et moyenne altitude. 8: mosaïque forêt-savane. 16-20: forêt claire, savanes boisées ou herbeuses, l'humidité diminuant du sud au nord. Les histogrammes donnent, en abscisse les nombres 2N, en ordonnée le nombre d'individus analysés. (Vegetation Map of Africa, Oxford, 1959).

Abréviations utilisées

BL = bras long
BC = bras court

$$I.C. = \frac{BC}{BL + BC} = \text{indice centromérique}$$

MC (substantif) et *mc* (adjectif) = métacentrique, bras égaux ou subégaux
SM (substantif) et *sm* (adjectif) = submétacentrique, bras nettement inégaux
AC (substantif) et *ac* (adjectif) = acrocentrique, le *BL* seul bien développé
N.F. = nombre fondamental, nombre de bras principaux
f.c. = formule chromosomique
PR = chromosomes sexuels « primitifs », tous deux *ac*
TR = chromosomes sexuels « transloqués », tous deux *mc* ou *sm*
I.P. = inversion péricentrique

Chaque animal est désigné par un numéro double. Le premier chiffre se rapporte au nombre total de Leggadas examinées, le second concerne les sujets analysés dans ce travail.

2. CYTOGÉNÉTIQUE DU GROUPE *MINUTOIDES/MUSCULOIDES*

A. Homozygotie, hétérozygotie et double hétérozygotie

En 1963, Matthey fait connaître le polymorphisme robertsonien des Leggadas de Bangui, dont les populations sont constituées d'individus dotés de 34, 33, 32 ou 31 chromosomes pour un *N.F.* constant de 36. En 1966, chez un sujet unique venant de Bangassou, le même auteur trouve un nombre diploïde de 22 chromosomes et un *N.F.* de 36. Auparavant (1964), il avait compté 18 chromosomes chez *M. minutoides* d'Afrique du Sud.

L'examen de 60 nouveaux spécimens de République Centrafricaine m'a permis de combler les hiatus que existaient entre 31 (Bangui) et 22 (Bangassou) d'une part, 22 et 18 (Afrique du Sud) d'autre part, car toutes les combinaisons intermédiaires ont été rencontrées. Ainsi se trouve confirmée l'hypothèse avancée par Matthey en 1963 selon laquelle devaient exister toutes les formules comprises entre 34 et 18.

Ayant constaté que les *SM* issus de la première fusion centrique s'étaient formés par l'union d'un grand (le plus grand ?) et d'un petit (le plus petit ?) *AC*, Matthey (1963) supposait que les fusions ultérieures mettraient à nouveau en jeu un grand et un petit *AC*, ce qui revient à admettre qu'il existe un ordre préférentiel, que les *AC* qui fusionnent ne sont pas quelconques.

2

3

4

5

FIG. 2-5.

M. minutoides/musculoides. (Adiopodoumé).
Caryotypes d'une mère: ♀ 271/14, 2N = 33 et de ses trois fils: ♂ 272/15, 2N = 34, ♂ 274/17, 2N = 33, ♂ 273/16, 2N = 32.

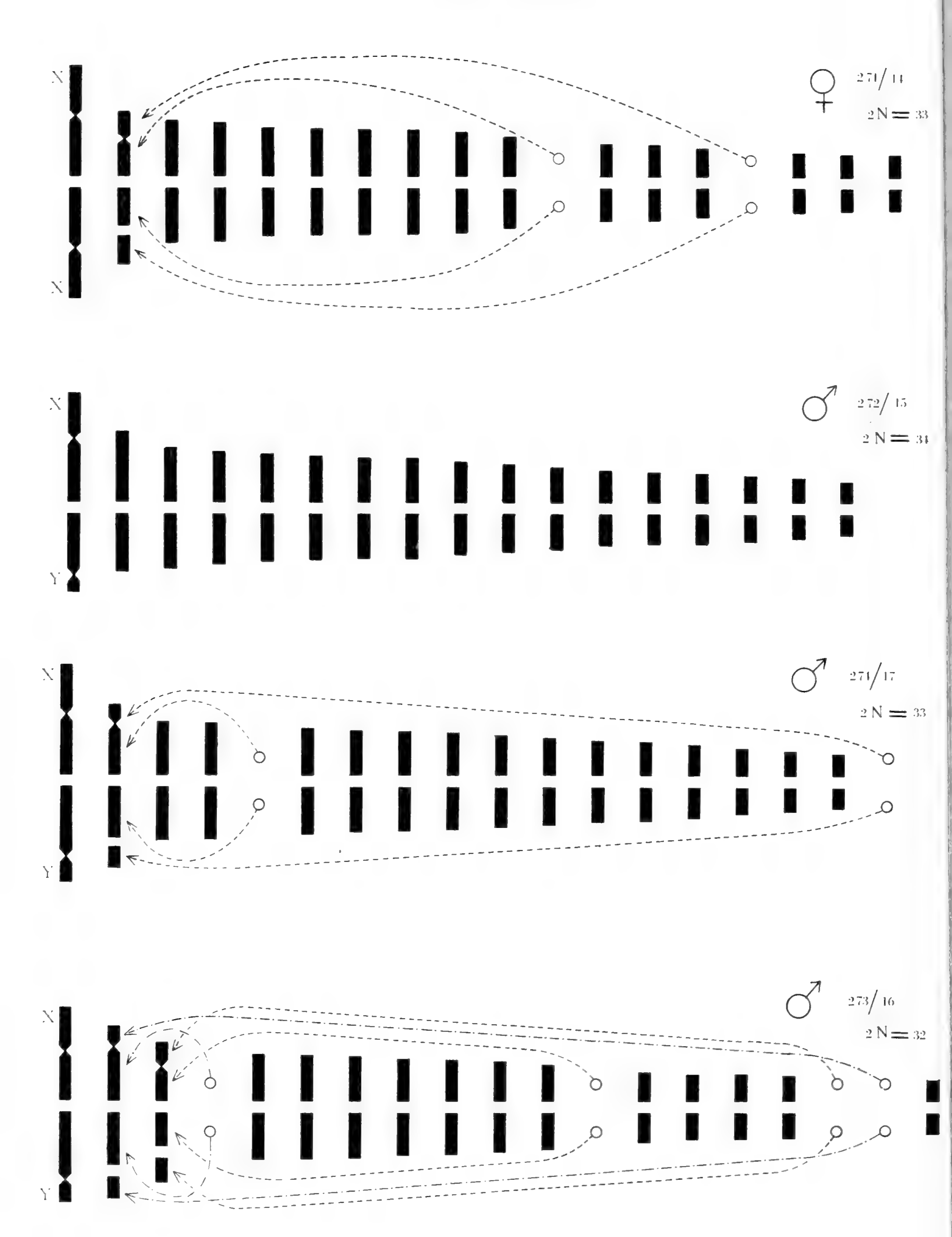


Fig. 6-9.

Les caryogrammes des quatre individus des figures 2-5.
Les petits cercles indiquent la position probable des chromosomes impliqués dans les fusions centriques.

Notons qu'il est difficile de parler de l'*AC* le plus grand et de l'*AC* le plus petit : en effet, si le classement par ordre de longueur des chromosomes d'une même catégorie montre du premier au dernier un déclin sensible de taille, celui-ci n'est guère appréciable entre les éléments de deux ou même de trois paires consécutives.

Que l'hypothèse « préférentielle » doive être abandonnée résultait déjà d'un cas étudié par MATTHEY (1967), celui du ♂ 91 d'Adiopodoumé, dont le caryotype,

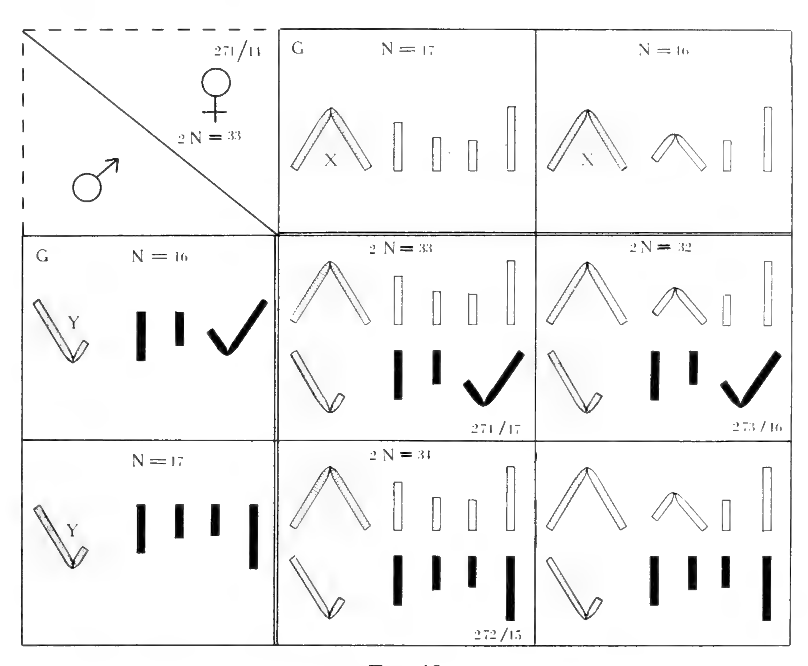


FIG. 10.

Même famille : reconstitution de la formule chromosomique du père.

dit *f.c. 4*, présente deux *MC* dont chaque bras a la longueur des *AC* les plus longs. J'ai retrouvé la même formule chez la ♀ 260/3 de Ippy. Plus démonstrative encore à cet égard se révèle l'analyse d'une famille de Côte d'Ivoire comprenant une ♀ (271/14—2N=33) et ses trois petits (♂ 272/15—2N=34; ♂ 274/17—2N=33; ♂ 273/16—2N=32) (fig. 2-5). Le caryotype de la mère (2N=33) montre trois chromosomes *mc*, soit les deux **X** et un autosome ; alignant les *AC* par ordre de taille décroissante, il est possible de les répartir par paires et de situer, tout au moins approximativement, les deux éléments homologues de chacun des bras du *MC* néo-constitué. Le plus long d'entre eux se place en neuvième et l'autre en treizième position (fig. 6, 7, 8 et 9).

Le premier des trois fils possède 34 chromosomes, tous *ac*, à l'exception des hétérochromosomes *TR* ; le second (2N=33) est doté d'un chromosome *sm* en

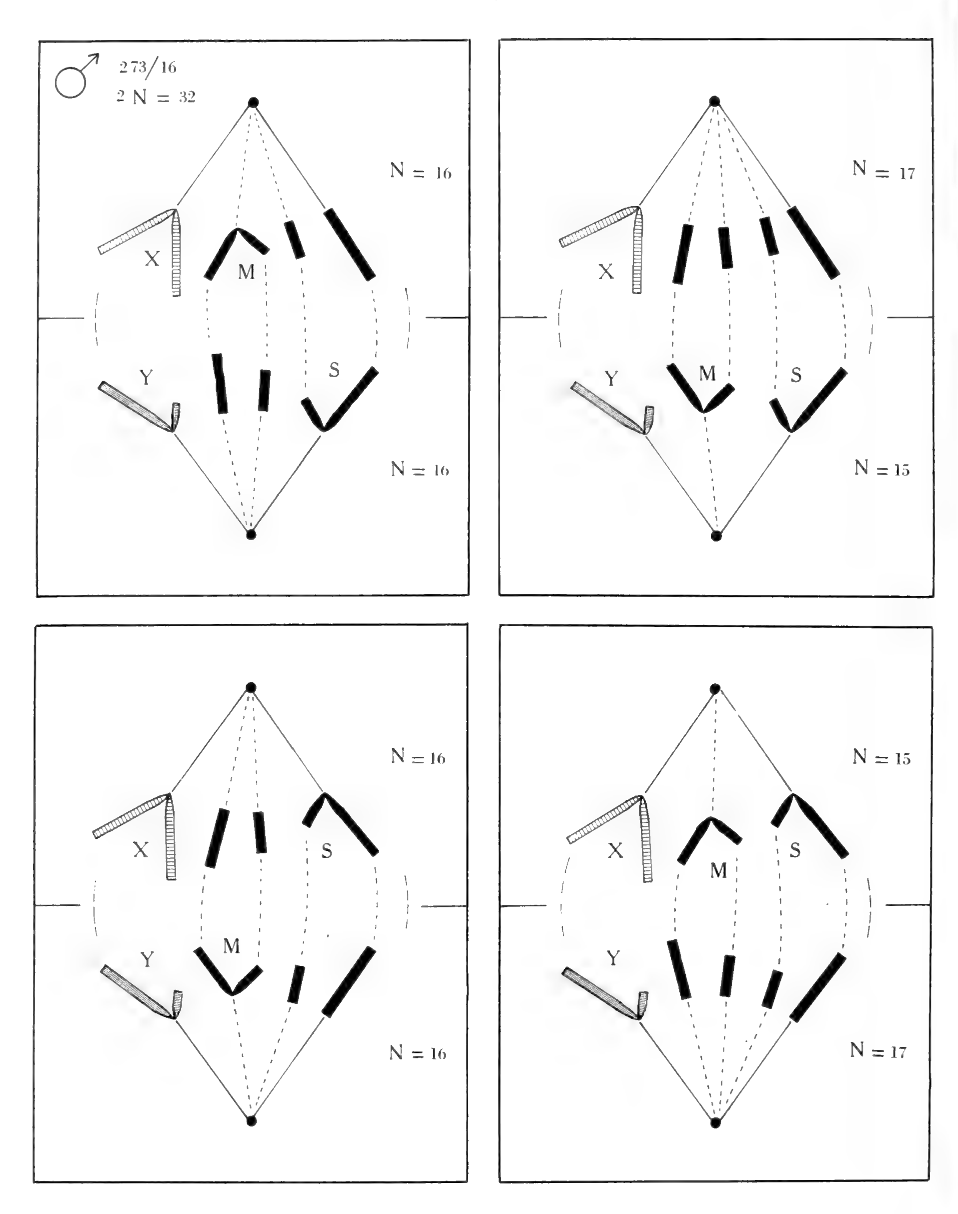
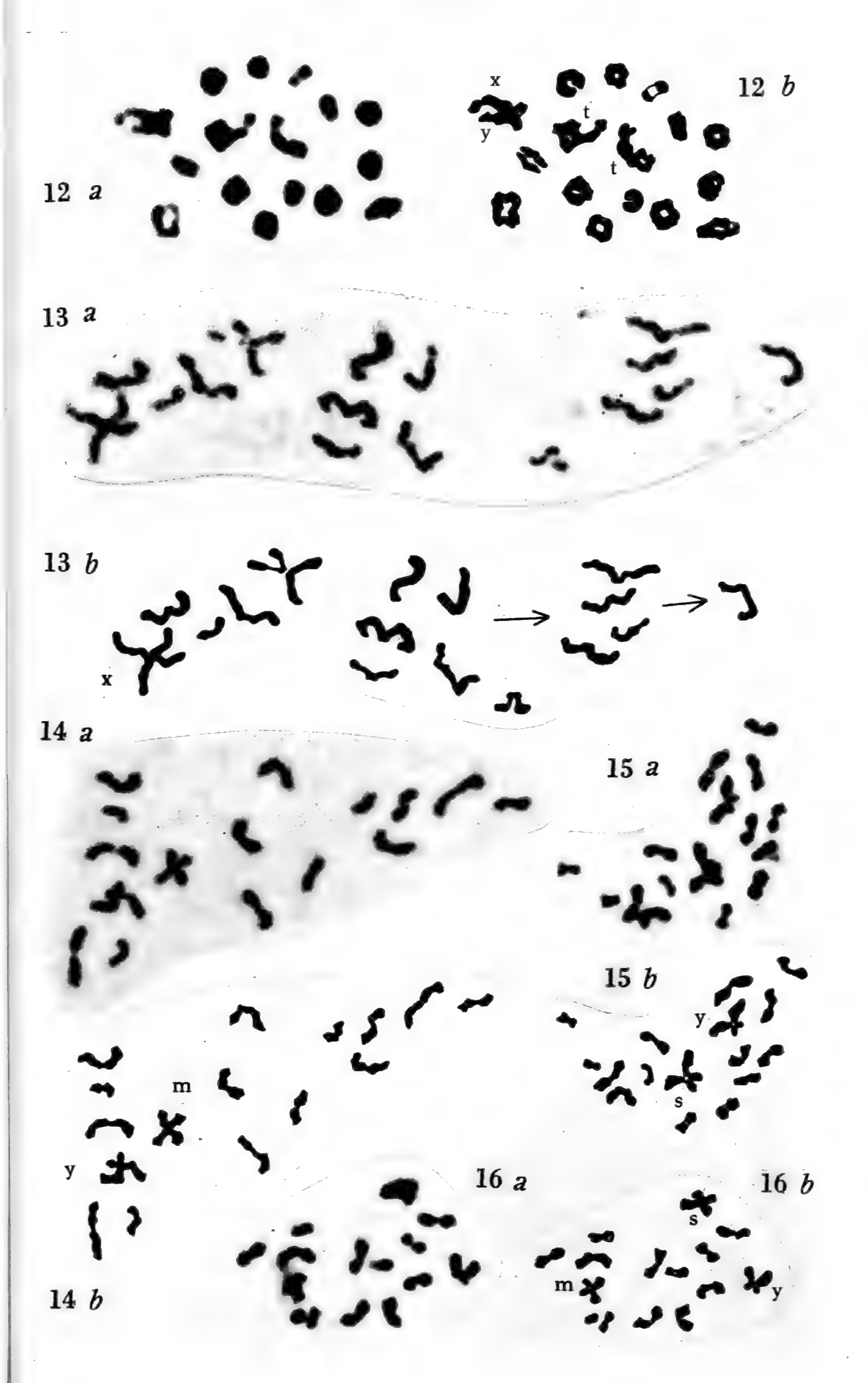


Fig. 11.

Démonstration de la double hétérozygotie du ♂ 273/16.

Fig. 12-16.

Même famille. ♂ 273/16. Fig. 12 — Métaphase I. Fig. 13-16 — Métaphases II. (*a*: microphotos, *b*: dessins).


12 a
12 b
x
y
t
t
13 a
13 b
x
14 a
15 a
15 b
y
m
s
y
16 a
16 b
s
m
y
14 b

plus des sexuels; le *SM* présent résulte de la fusion de deux *AC* de taille inégale, l'un, parmi les plus grands, peut être situé à la troisième place, l'autre occupant l'une des dernières; ce cas est conforme aux observations initiales de Matthey (1963).

Enfin le ♂ à 2N=32 est particulièrement intéressant car son caryotype autosomique présente deux chromosomes résultant de fusions centriques mais morphologiquement bien différents: un *SM* et un *MC*. La longueur des bras du *SM* permet de les homologuer respectivement à deux *AC*, l'un très long, l'autre très court, l'identité de ce *SM* avec celui du ♂ à 2N=33 étant complète. Ceux dont le *MC* est issu seraient placés en neuvième et en quatorzième position, c'est-à-dire, compte tenu du caractère approximatif du classement, que ce *MC* correspond parfaitement à celui de la mère.

La formule chromosomique du père se déduit facilement de ces observations (fig. 10): la meïose de la mère aboutit à la formation de deux types de gamètes, les uns à 16, les autres à 17 chromosomes. Les gamètes à 16 chromosomes possèdent un « marqueur » *mc* alors que ceux à 17 ne montrent, à l'exception de l'**X**, que des *AC*, parmi lesquels les deux homologues correspondant aux deux bras du *MC*.

Le premier fils (2N=34) est dépourvu de « marqueur » maternel, tous les autosomes de son caryotype sont *ac*: il n'a donc pu recevoir de sa mère qu'un gamète à 17 chromosomes; il faut alors admettre que le père inconnu produit des gamètes à 17 chromosomes tous *ac* à l'exception de l'élément sexuel.

Chez le second fils (2N=33), le « marqueur » *mc* est absent, ce qui implique un gamète maternel à 17 chromosomes. Les seize autres éléments du caryotype, dont un *SM* doivent provenir du spermatozoïde: l'élément *sm* devient ainsi un « marqueur » paternel.

Parmi les 32 chromosomes du troisième fils se trouvent le « marqueur » paternel *sm* et le « marqueur » maternel *mc*, chacun ayant deux *AC* comme homologues; il s'agit donc d'un double hétérozygote, dont les gamètes possèdent 15, 16 ou 17 chromosomes (fig. 11, 12-16).

En conclusion, producteur de gamètes à 16 et à 17 chromosomes, les premiers avec un *SM* caractéristique, les seconds avec des autosomes tous *ac*, le père a le caryotype suivant: 2N=33, dont un « marqueur » autosomique.

Dans la série robertsonienne, il y a alternance de deux sortes de caryotypes:

1. les *MC* ou *SM* sont en nombre impair, ce qui implique la présence à l'état hétérozygote d'un chromosome muté; les mesures de la longueur des bras de cet élément permettent de les homologuer à deux *AC* du caryotype. La place du chromosome néo-formé varie d'un type d'individu à l'autre: par exemple, il se trouve en troisième position chez le ♂ 293/36 (2N=27), en quatrième chez la ♀ 303/46 (2N=23), ce qui parle en faveur de l'hypothèse de la réalisation de fusions centriques entre *AC* quelconques.

2. les *MC* ou *SM* sont en nombre pair et s'apparient facilement; il en va de même pour les *AC*. Une telle disposition, si elle est satisfaisante du point de vue morphologique (chaque chromosome étant très semblable à son homoloque ou s'en distinguant par des différences de longueur et de *I.C.* que la précision des mesures ne permet pas de considérer comme significatives), ne l'est peut-être pas du point de vue évolutif.

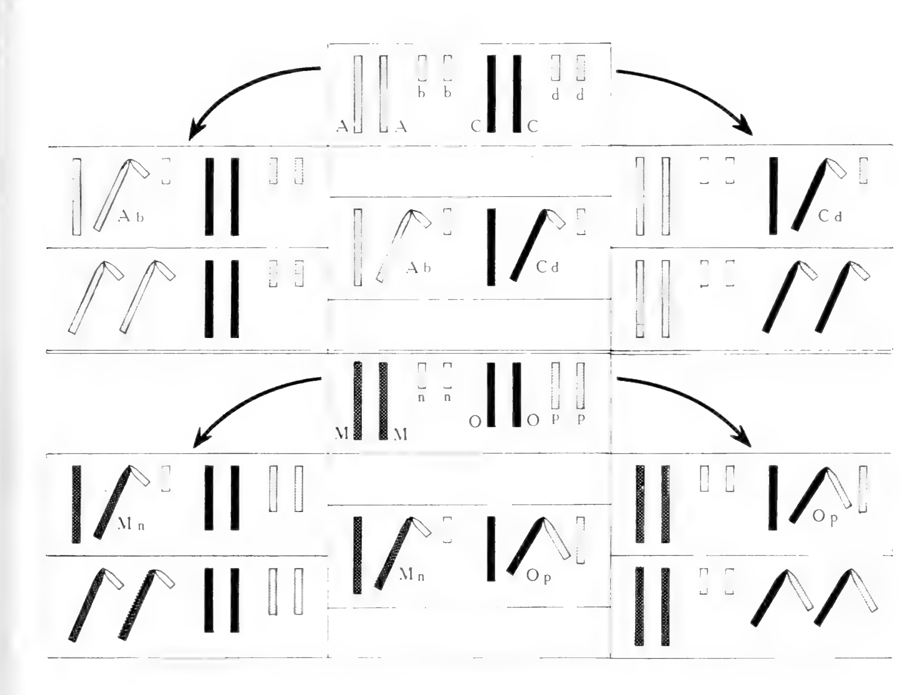


FIG. 17.

La présence de deux *MC* dans un caryotype peut résulter, soit de l'homozygotie d'une paire, soit de l'hétérozygotie de deux paires.

Pour expliquer l'origine de deux éléments *mc* ou *sm* dans une population, considérons deux paires d'autosomes *ac* de grande taille *AA* et *CC* et deux de petite taille *bb* et *dd* (fig. 17). Nous supposons *A* et *C* de taille très voisine, de même que *b* et *d*. Imaginons une première fusion centrique entre *A* et *b* à l'origine de la formation d'un *SM Ab*; hétérozygote à son apparition, cette mutation, devenue homozygote, se manifestera par la présence de deux *SM* homologues dans le caryotype de certains individus. De même une fusion entre *C* et *d*, devenue homozygote, aboutirait à la formation d'une paire de *SM Cd*. Nous pouvons envisager un troisième cas selon lequel les causes indéterminées entraînant une première fusion entre *A* et *b* peuvent également s'exercer sur d'autres chromosomes, dans notre exemple *C* et *d*. Le caryotype à deux *SM* ne sera donc pas celui d'un homo-

zygote *Ab/Ab* mais d'un double hétérozygote *Ab/A,b* et *Cd/C,d*. Ce type d'évolution a été illustré par le cas du ♂ 273/16: pour expliquer l'origine du *MC* et du *SM* qui coexistent dans son caryotype, partons de quatre paires de chromosomes *ac*, deux paires *OO* et *pp* constituées par des autosomes de taille moyenne et très voisine, alors que la paire *MM* groupe deux éléments de grande taille et la paire *nn* deux très petits éléments. L'examen montrant la coexistence du *MC* et du *SM*, nettement distincts, il est clair que nous avons affaire au double hétérozygote porteur de *Mn* et de *Op*.

Ayant donc à l'esprit qu'un caryotype pair n'implique pas forcément l'homozygotie de l'individu qui en est porteur, nous pouvons procéder à la description de « l'éventail » robertsonien. Celui-ci comprend les formes que nous avons groupées sous la dénomination *minutoides/musculoides* et dont les caractères communs sont le *N.F.* de 36 et les chromosomes sexuels *TR*.

B. L'eventail robertsonien

Matthey (1963, 1964) compare les différentes *f.c.* observées aux branches d'un éventail, numérotées de 34 à 18; aux branches 34, 33, 32, 31 et 19, 18 s'ajoutait encore 22 (1966). Je puis maintenant ajuster toutes les branches encore manquantes; voici les descriptions correspondantes:

—2N=30: en tête du caryotype se trouvent deux paires de chromosomes *mc*, le premier mesurant 5,5 μ, le deuxième 4,4 μ environ. A la suite nous trouvons 12 paires d'*AC* dont la taille décline régulièrement de 2,7 à 1 μ (fig. 18).

—2N=29: en plus des deux paires de *MC* dont la longueur est de 6,1 et 5,5 μ respectivement et de 20 *AC* de taille comprise entre 3,0 et 1,1 μ, la ♀ 315/58 révèle un élément *sm* impair (4,3 μ) que ses bras permettent d'homologuer à 2 *AC* l'un très grand (3,3 μ), l'autre plutôt petit (1,3 μ), auxquels ne correspondait aucun partenaire dans le caryotype (fig. 19).

—2N=28: à deux paires de *MC*, dont les constituants mesurent chacun 5 μ environ, succèdent une paire de chromosomes nettement *sm* (*I.C.*= 0,28) dont la longueur totale est de 3,8 μ et 10 paires d'*AC*, dont la taille est comprise entre 3 et 0,8 μ (fig. 20).

—2N=27: une quatrième fusion centrique apparaît à l'état hétérozygote, d'où la présence en troisième position d'un *MC* (5,0 μ) et de deux *AC* de taille très voisine (2,3 et 2,7 μ), homologues de ses deux bras. Les éléments les plus longs sont deux *MC* (5,5 μ) qui constituent la paire 1; la paire 3 groupe deux *SM* (4,7 μ) dont l'*I.C.* est de 0,33 et la paire

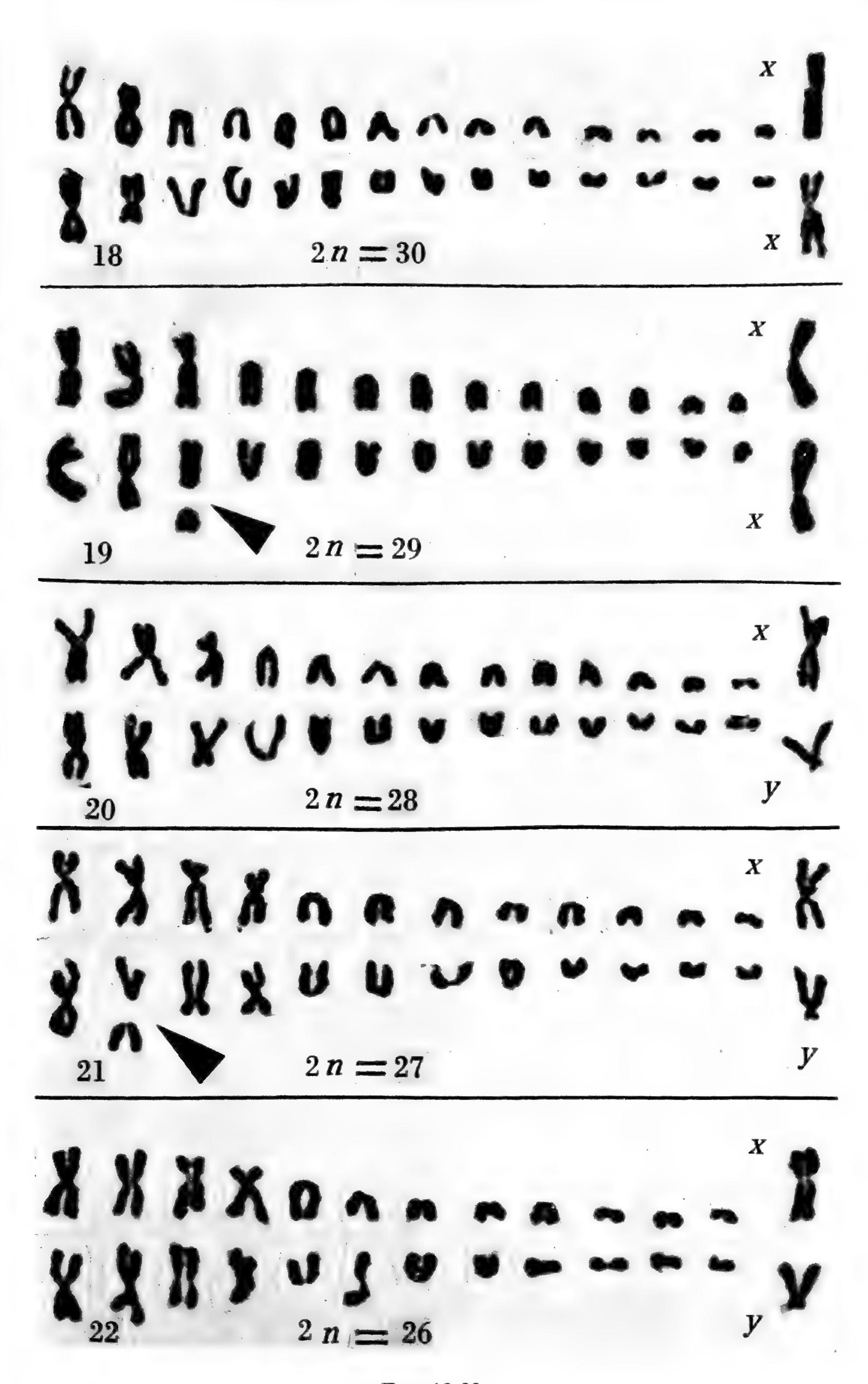


FIG. 18-22.
M. minutoides/musculoides. Caryotypes à 30, 29, 28, 27 et 26 chromosomes.

4 est formée de *SM* plus courts (4,1 μ), tendant à la métacentrie (*I.C.*=0,4); 8 paires d'*AC* dont la longueur varie entre 2,5 et 0,8 μ complètent le caryotype (fig. 21).

—2N=26: les autosomes des deux premières paires sont *mc* et mesurent 5 et 4,7 μ; les éléments constituant les paires 3 et 4 sont approximativement de même taille (4,4 et 4,0 μ), mais les *I.C.*, soit 0,4 et 0,28 permettent de les distinguer facilement. Les seize *AC* mesurent de 2,8 à 0,8 μ (fig. 22).

—2N=25: à la première place figurent un *MC* de grande taille (5 μ) et ses deux homologues *ac*; puis s'alignent 8 éléments *mc* ou *sm* répartis en quatre paires, la plus petite mesurant 3,3 μ: la taille des douze *AC* est comprise entre 2,2 et 1,0 μ (fig. 23).

—2N=24: les éléments résultant de fusions centriques sont tous *mc*, comme l'attestent les *I.C.* compris entre 0,45 et 0,5; ils se groupent en cinq paires mesurant 4,4; 4,1; 3,9; 3,4; 3,3 μ. Parmi les *AC*, nous distinguons quatre éléments plus grands que les huit autres, ceux-ci mesurant 0,9 μ, ceux-là 2,2 μ (fig. 24).

—2N=23: à la suite de trois paires d'autosomes *mc* (3,9; 3,9 et 3,3 μ) se placent un *SM* unique (3,3 μ; *I.C.*=0,33) que nous homologuons à deux *AC*, l'un mesurant 1,2 et l'autre 1,7 μ plus deux paires de *MC* de 3,3 et 2,2 μ. Les *AC* sont au nombre de huit, les deux plus longs (2,2 μ) et distinguant de six petits éléments (1,5 μ) appariés arbitrairement (fig. 25).

—2N=22: les représentants de ce caryotype correspondent à la description de Matthey (1966).

—2N=21: les paires 1 et 2 sont constituées par des *MC* de même longueur (5,5 μ); à la troisième place, un *SM* impair (5,5 μ; *I.C.*=0,30) correspond à deux *AC*, l'un de grande taille (3,9 μ), l'autre beaucoup plus court (1,6 μ); restent huit éléments issus de fusions centriques, soit les *MC* de la paire 4 (4,4 μ), les *SM* de la paire 5 (4,1 μ; *I.C.*=0,26) et les quatre *MC* des paires 6 et 7 de même longueur (3,6 μ). Les quatre *AC* mesurent 1,5 μ (fig. 26).

—2N=20: nous distinguons des quatre *AC* de petite taille (1,5 μ) sept paires d'autosomes tendant tous à la métacentrie et dont la taille décline de 8,8 à 3,9 μ (fig. 27).

2N=19 — 2N=18: il est nécessaire, pour des raisons que légitime la discussion suivante, d'examiner simultanément les caryotypes à 19 et 18 chromosomes.

Matthey (1969) a brièvement signalé l'existence à Ippy d'individus à 19 et 18 chromosomes, dont il est maintenant nécessaire de comparer les caryotypes à ceux de *M. minutoides* d'Afrique du Sud et de la forme voisine (*f.c.* 5) d'Angola

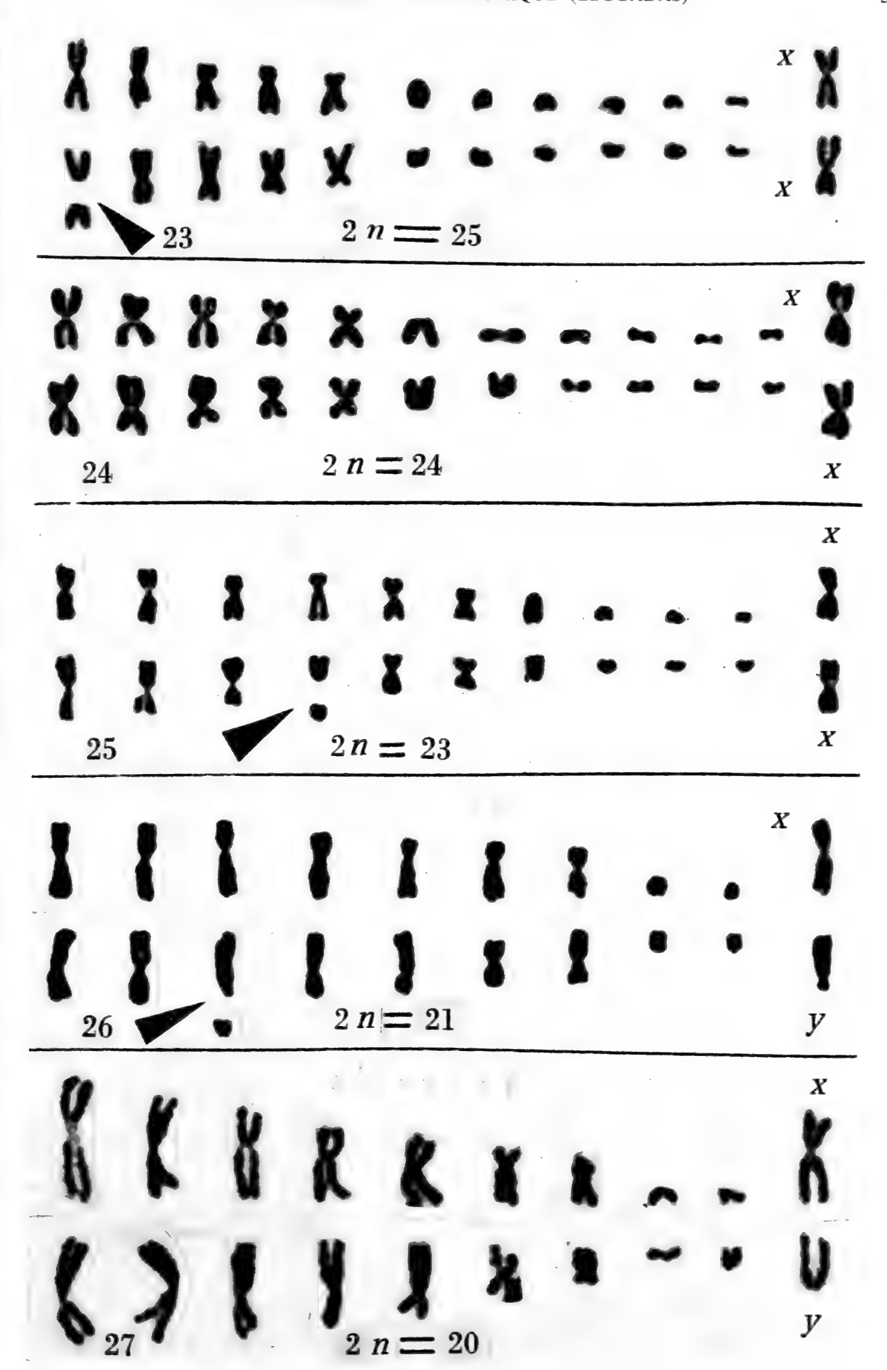


FIG. 23-27.
M. minutoides/musculoides. Caryotypes à 25, 24, 23, 21 et 20 chromosomes.

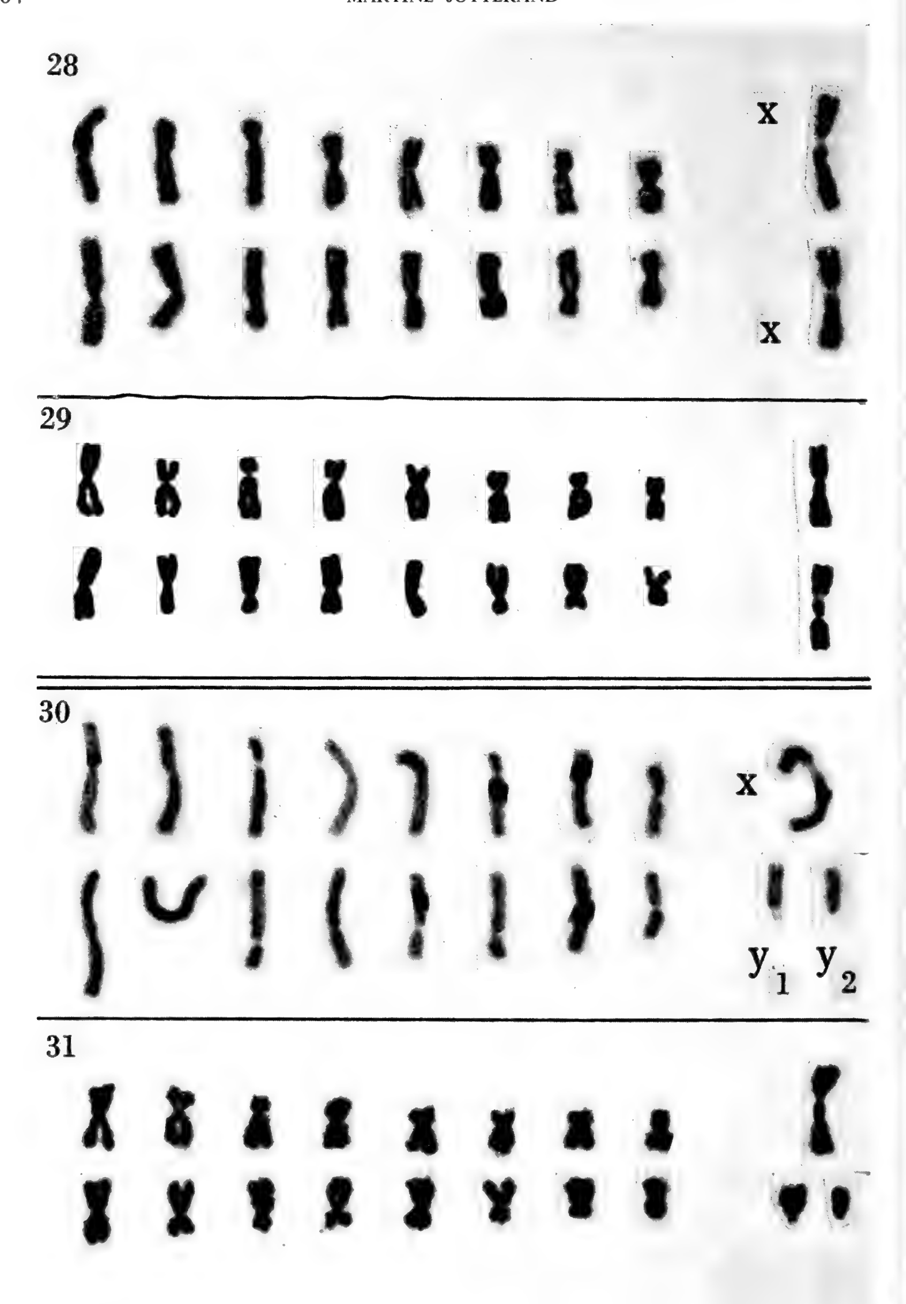


FIG. 28 et 29.
M. minutoides/musculoides. Caryotypes de deux ♀♀ à 18 chromosomes.

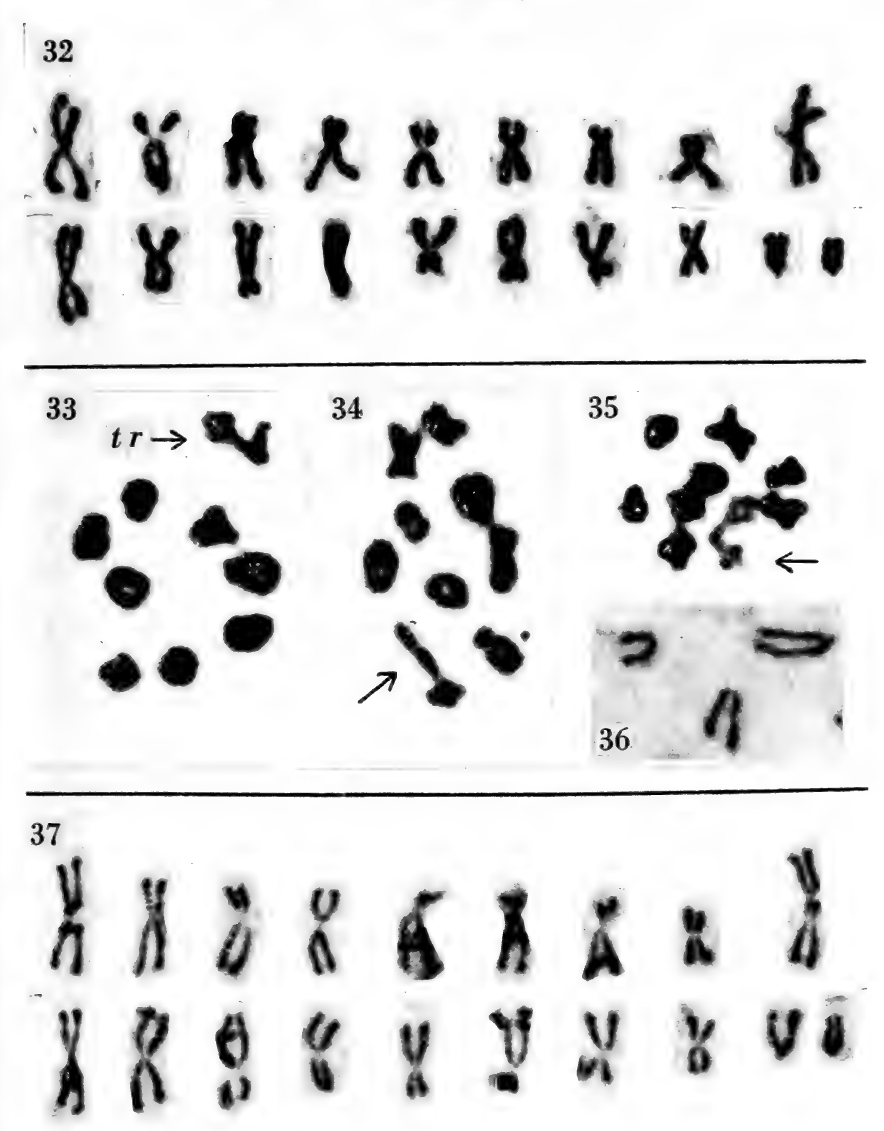


FIG. 30-32.

M. minutoides/musculoides. (Ippy). Caryotypes du ♂ à 19 chromosomes. (X/Y_1Y_2).

FIG. 33-35.

Même ♂ (261/4). Trois métaphases I avec trivalent sexuel (*tr*).

FIG. 36.

M. minutoides (Afrique du Sud). ♂ à 19 chromosomes: les trois *AC* du caryotype, soit une paire d'autosomes et le chromosome Y.

FIG. 37.

M. minutoides/musculoides (Sénégal). ♂ à 19 chromosomes. (X/Y_1Y_2).

(MATTHEY, 1964, 1966). Parmi les spécimens de la région d'Ippy, nous avons relevé la présence de deux ♀♀ porteuses de 18 chromosomes (fig. 28 et 29); les seize autosomes *mc* ou *sm* s'apparient facilement et les deux **X**, *mc*, sont tout à fait conformes au type *TR* propre au complexe *minutoides/musculoides*.

Connaissant la forme 2N=20 (16 *MC* ou *SM*, 4 *AC*) et la forme 2N=18 (18 *MC* ou *SM*), il est logique de supposer l'existence d'individus hétérozygotes pour une fusion centrique résultant de leur croisement et dotés de 19 chromosomes (17 *MC* ou *SM*, 2 *AC*). Ce caryotype a d'ailleurs été décrit par MATTHEY (1964) chez deux ♂♂ d'Afrique du Sud et correspond au type attendu: les métaphases I montrent huit bivalents, parmi eux le complexe **X/Y**, plus un trivalent autosomique témoignant d'une fusion centrique à l'état hétérozygote; les mesures de longueur amènent à conclure que le *MC* impair se place à la suite des deux premières paires. Le chromosome **Y** qui diffère du type *TR* habituel par une délétion de son bras autosomique (type TR_d, cf. Chap. Chromosomes sexuels) est un élément de petite taille, caractère commun à tous les ♂♂ sud-africains.

Cependant, cette interprétation ne s'applique pas à notre ♂ 261/3 d'Ippy; chez ce dernier (fig. 30-32), les métaphases I (fig. 33-35) révèlent huit bivalents typiquement autosomiques et un trivalent en place du complexe **X/Y** habituel. Nous avons donc affaire à un cas de chromosomes sexuels multiples: les seize autosomes des divisions diploïdes s'homologuant parfaitement à ceux des ♀♀ à 18 chromosomes présentes dans la même population, nous assignons au ♂ 261/3 la formule $\mathbf{X/Y_1Y_2}$. Remarquons que cette interprétation s'impose en l'absence d'un complexe **X/Y** parmi les bivalents, ce qui prouve la nature sexuelle du trivalent. Au contraire, dans le cas des individus à 19 chromosomes d'Afrique du Sud, dotés de trois éléments *ac* (dont l'$\mathbf{Y}_d$), c'est l'identification certaine des hétérochromosomes qui nous conduit à faire des deux *AC* autres que l'**Y** les partenaires d'un *MC* autosomique (fig. 36).

La même formule a été retrouvée chez le ♂ 403/116 de Damentan (Sénégal) dont le caryotype ne diffère en rien de celui du ♂ 261/3 de Ippy (fig. 37).

C. DEUX CAS D'INVERSION PÉRICENTRIQUE CHEZ *M. minutoides/musculoides*

Chez le ♂ 323/66 (2N=20), l'**X** est représenté par le plus grand des *MC* (9,4 μ), l'**Y** est *sm* (6,6 μ; *I.C.*=0,16). D'entre les 18 autosomes, quatre *AC*, tous de même taille (1,4 μ), forment deux paires. Il est facile de distinguer six couples de *MC* ou *SM* dont la longueur décroit de 8,3 à 4,0 μ; restent deux éléments, occupant la sixième place, l'un *sm* (3,3 μ; *I.C.*=0,25), l'autre *ac* (4,0 μ) qui, malgré une curieuse différence de taille — délétion ? — ne peuvent qu'appartenir à une même paire (fig. 38 et 39). Il s'agit vraisemblablement d'un couple hétérozygote

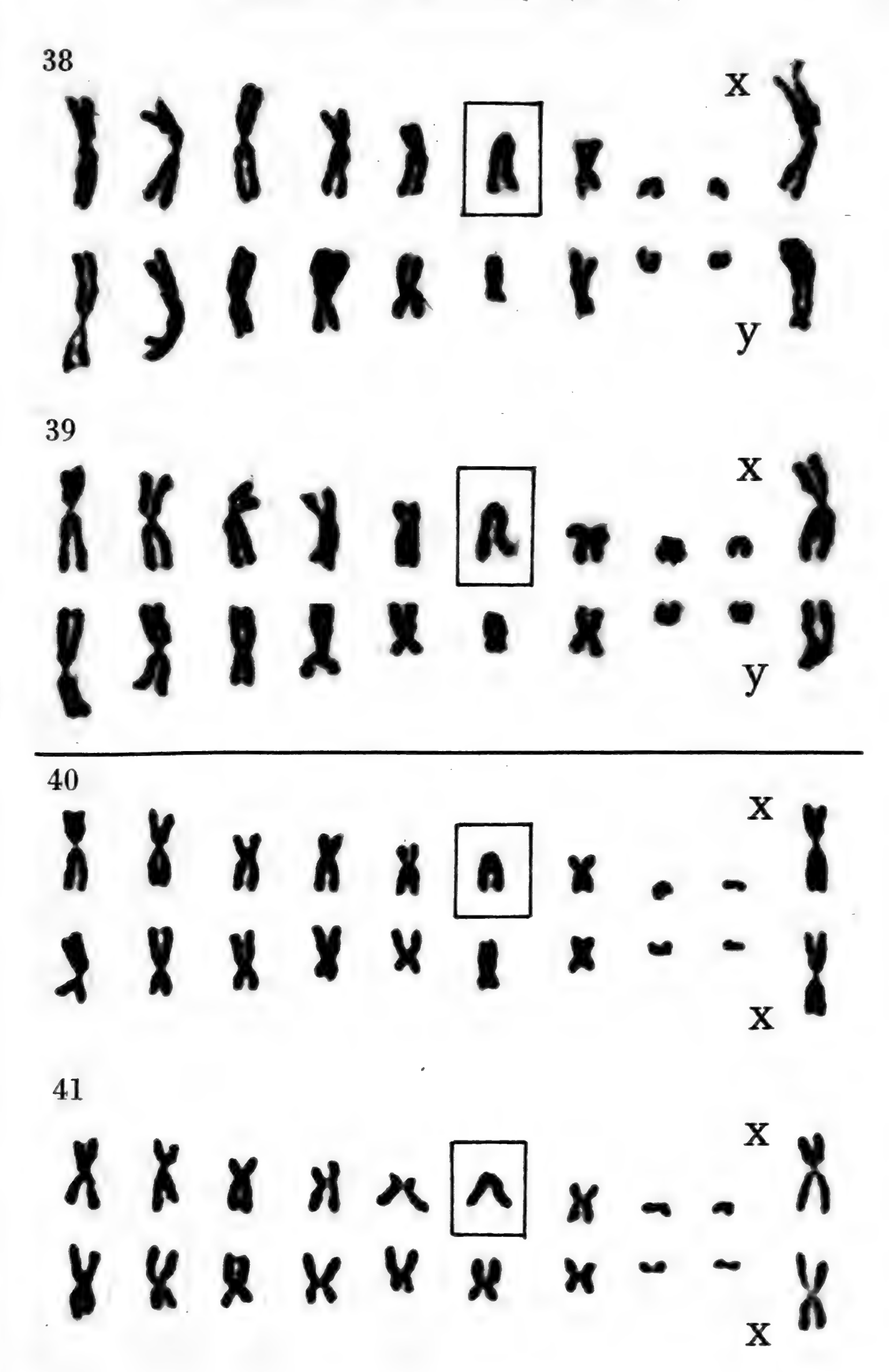


FIG. 38-41.

M. minutoides/musculoides.

Deux cas d'inversion péricentrique chez un ♂ et une ♀ à 20 chromosomes.

dont un membre a subi une inversion péricentrique transformant un *SM* primitif en un chromosome à centromère subterminal, le *N.F.* passant de 36 à 35.

Dans la même population, j'ai relevé la présence d'un second individu (♀ 358/101; 2N=20; fig. 40 et 41) dont la sixième paire autosomique est également hétérozygote pour une *I.P.*, la longueur des deux partenaires étant ici la même.

Matthey (1964) avait décrit un cas d'*I.P.* chez une ♀ de *M. minutoides* sud-africaine (2N=18). Il est intéressant de remarquer que dans les trois cas l'inversion péricentrique s'observe au niveau de la même sixième paire autosomique. Peut-on supposer que la probabilité de subir ce type de mutation n'est pas la même pour tous les chromosomes ?

D. Chromosomes sexuels

Cinq types de chromosomes sexuels ont été identifiés chez les Leggadas, (Fig. 42. Matthey, 1963-1970).

A. — Type *PR*: l'**X** et l'**Y** sont *ac*; la longueur de l'**X** est voisine de celle des plus grands autosomes *ac* du caryotype. L'**Y** se trouve parmi les plus petits.

B. — Type *TR*: l'**X** est *mc*, l'**Y** *sm*; la constance du *N.F.* de 36 aussi bien pour le type *PR* que pour le type *TR*, la présence d'un chiasma entre un des bras de l'**X** et le *BL* de l'**Y** à la métaphase I, enfin la taille de l'**X** deux fois supérieure à celle mesurée chez les individus *PR*, permettent de supposer que le type *B* dérive du type *A* par translocation de l'**X** et de l'**Y** sur les chromosomes d'une paire autosomique.

C. — Type *TR* — $\mathbf{X}/\mathbf{Y}_d$: l'**X** est *mc*, l'**Y** un *SM* de petite taille. Les mesures de longueur et le calcul de l'*I.C.* montrent que la réduction de taille de l'**Y** peut résulter d'une délétion de la partie moyenne du bras autosomique d'un **Y** de type *TR*.

D. — Type $\mathbf{X}/\mathbf{Y}_1\mathbf{Y}_2$: l'**X** est *mc*. Il existe deux *AC* correspondant respectivement à l'**Y** primitif et au bras autosomique d'un **Y** de Type *B*.

E. — Type $\mathbf{X}_1\mathbf{X}_2/\mathbf{Y}$: C'est l'inverse du cas précédent: l'**Y** est *sm* et il y a deux *AC* correspondant respectivement à l'**X** primitif et au bras autosomique d'un **X** de Type *B*.

Ces deux derniers types représentent une confirmation de l'hypothèse selon laquelle les hétérochromosomes primitifs ont été transloqués successivement sur deux autosomes homologues.

* * *

Matthey (1966) signale le cas d'une population de *M. minutoides/musculoides* de Côte d'Ivoire, où, d'entre cinq ♀♀ étudiées, trois sont porteuses de deux *MC* de type *TR*, les deux autres possédant un **X** *mc* et un **X** *sm* (*I.C.*=0,26): l'un des bras

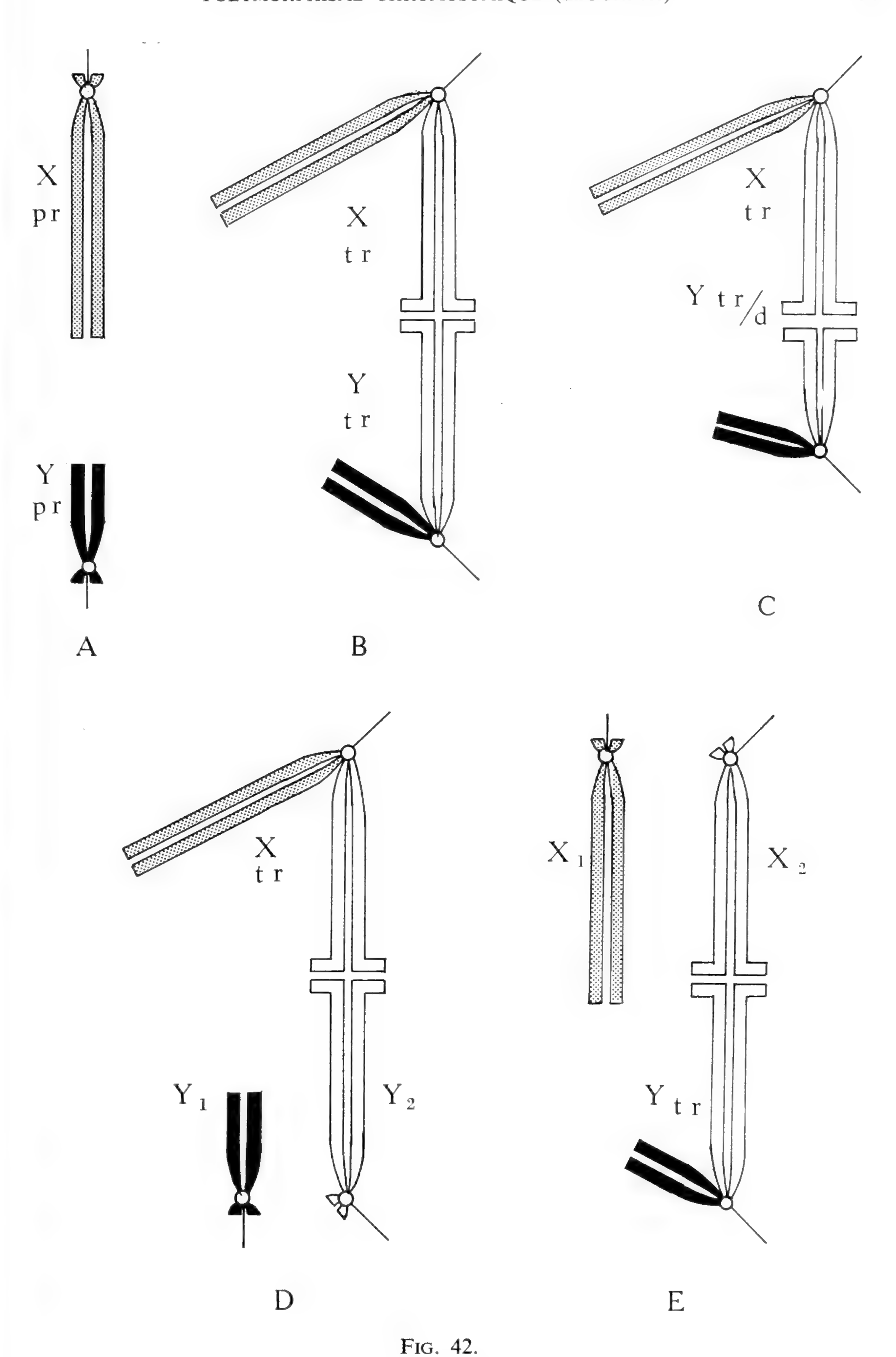


FIG. 42.

Les cinq types de chromosomes sexuels chez les Leggadas.

de l'hétérochromosome aurait, à la suite d'une délétion, perdu les 4/7 de sa longueur totale.

De République Centrafricaine, j'ai étudié 60 *minutoides/musculoides* dont 35 ♀♀. Parmi celles-ci, 28 relèvent du type *TR* alors que les sept autres montrent un **X** *mc* et un **X** *sm*. D'Ippy, le premier individu (2N=32) chez lequel une délétion d'un des bras de l'**X** a été observée est la ♀ 260/3 (fig. 43-45): les quatorze paires *ac* comprennent des chromosomes mesurant de 4,4 à 1,6 μ. Il existe en outre quatre éléments de grande taille, trois *MC* et un *SM*. Deux des *MC*, autosomes les plus longs du caryotype (*I.C.*=0,42-0,46) sont certainement homologues; les deux derniers éléments, un *MC* et un *SM* (*I.C.*=0,16-0,20) représentent les deux **X**, l'un *TR* caractéristique l'autre $\mathbf{X}_{dp}$ dont il est possible d'homologuer le *BL* à l'un des bras du *MC*. Que nous ayons affaire à cet animal de République Centrafricaine ou à d'autres de Côte d'Ivoire, la mutation s'observe chez des individus à nombre diploïde égal ou supérieur à 32. Les sept ♀♀ $\mathbf{X}/\mathbf{X}_{dp}$ que j'ai étudiées présentent des formules variées, 30, 29 (fig. 46-50), 27, 24 et 23 ce qui montre que cette mutation se retrouve dans toute la série robertsonienne. Si, chez les formes à 32 chromosomes, il est facile d'identifier l'**X** et l'$\mathbf{X}_{dp}$, ce n'est pas toujours le cas lorsque le nombre de *MC* et de *SM* augmente dans le caryotype: en présence d'un *SM* résultant de la fusion de deux *AC* de tailles très inégales, coexistant avec un $\mathbf{X}_{dp}$, il s'avère parfois impossible, la longueur et les *I.C.* de ces deux éléments étant très proches, de les distinguer. C'est alors l'interprétation la plus vraisemblable que je présente.

Rappelons que ce cas et d'autres analogues posent le problème de l'absence de ♀♀ homozygotes $\mathbf{X}_{dp}/\mathbf{X}_{dp}$ et de ♂♂ $\mathbf{X}_{dp}/\mathbf{Y}$ dans des populations où les ♀♀ hétérozygotes sont relativement abondantes, problème discuté par MATTHEY (1966) et qui sera repris à la lumière des données autoradiographiques dans la seconde partie de ce travail.

* * *

Sur les 25 ♂♂ de *M. minutoides/musculoides* que j'ai étudiés, 23 possèdent des hétérochromosomes de type *TR*. Deux autres ont des chromosomes sexuels présentant des particularités originales: le ♂ 304/47 (2N=20) est remarquable par son **Y** *ac* (fig. 27). Les sept plus grandes paires de son caryotype sont *mc* ou *sm* et la taille des chromosomes qui les forment décroit de 8,8 à 3,3 μ. Les *AC*, au nombre de quatre, mesurent tous 1,1 μ et constituent les paires autosomales VIII et IX. Si j'ai choisi comme **X** l'un des *MC* de grande taille (6,6 μ), le dernier des chromosomes non appariés ne peut être que l'**Y**, long de 3,8 μ et *ac* extrême. Ce n'est pas la première fois que le chromosome **Y** apparaît sous cette forme (Type *TR* — $\mathbf{X}/\mathbf{Y}_d$, fig. 42 C): en effet, MATTHEY (1964) a montré que ce type d'**Y** est général chez les *minutoides* (2N=18) d'Afrique du Sud, où l'**Y** se place entre les paires autosomiques VI et VII. Chez le ♂ d'Ippy, le chromosome **Y** occupe le même rang. La

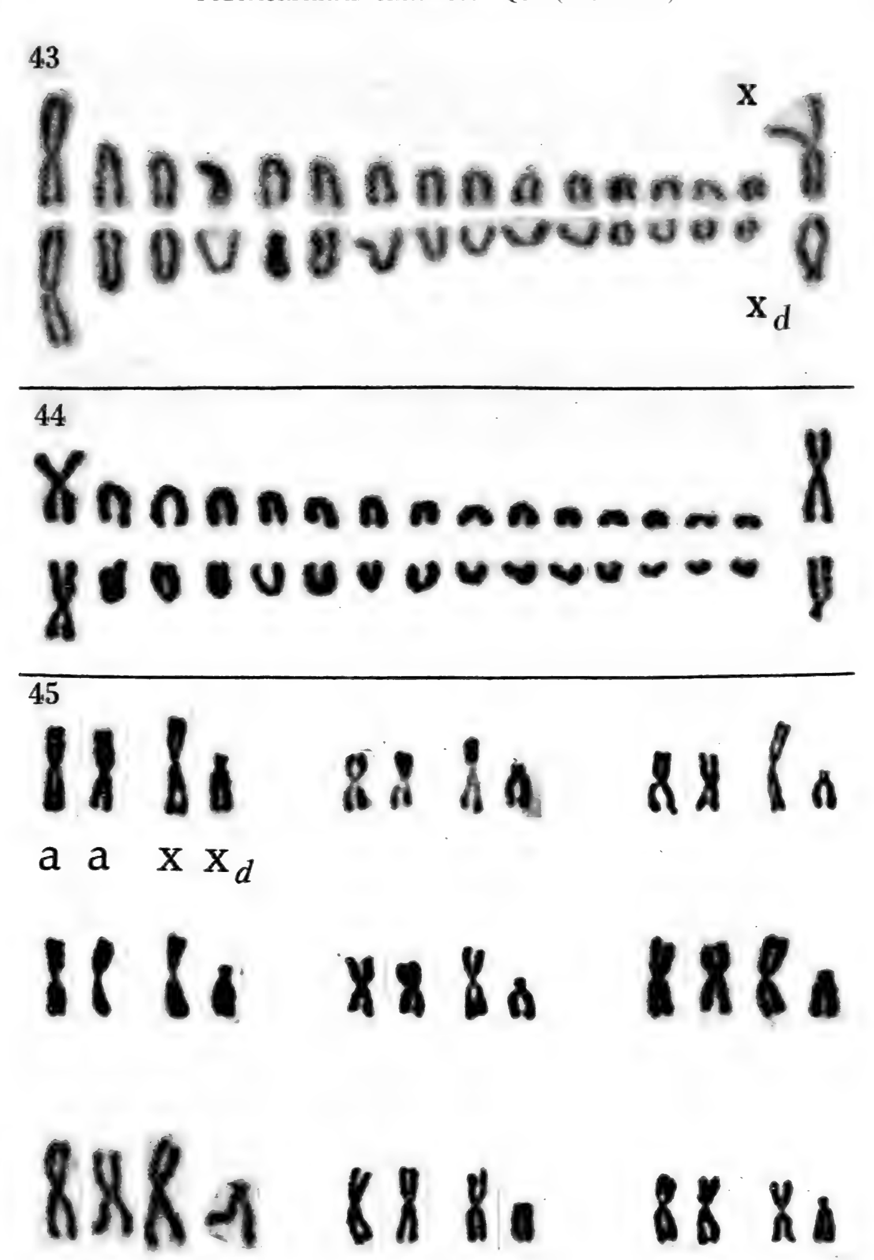


FIG. 43 et 44.
M. minutoides/musculoides. Deux caryogrammes d'une ♀ **X-Xd** (♀ 260/3).

FIG. 45.
M. minutoides/musculoides.
Identification de **X** et de **Xd** dans neuf cinèses. *a*: les autosomes *mc*.

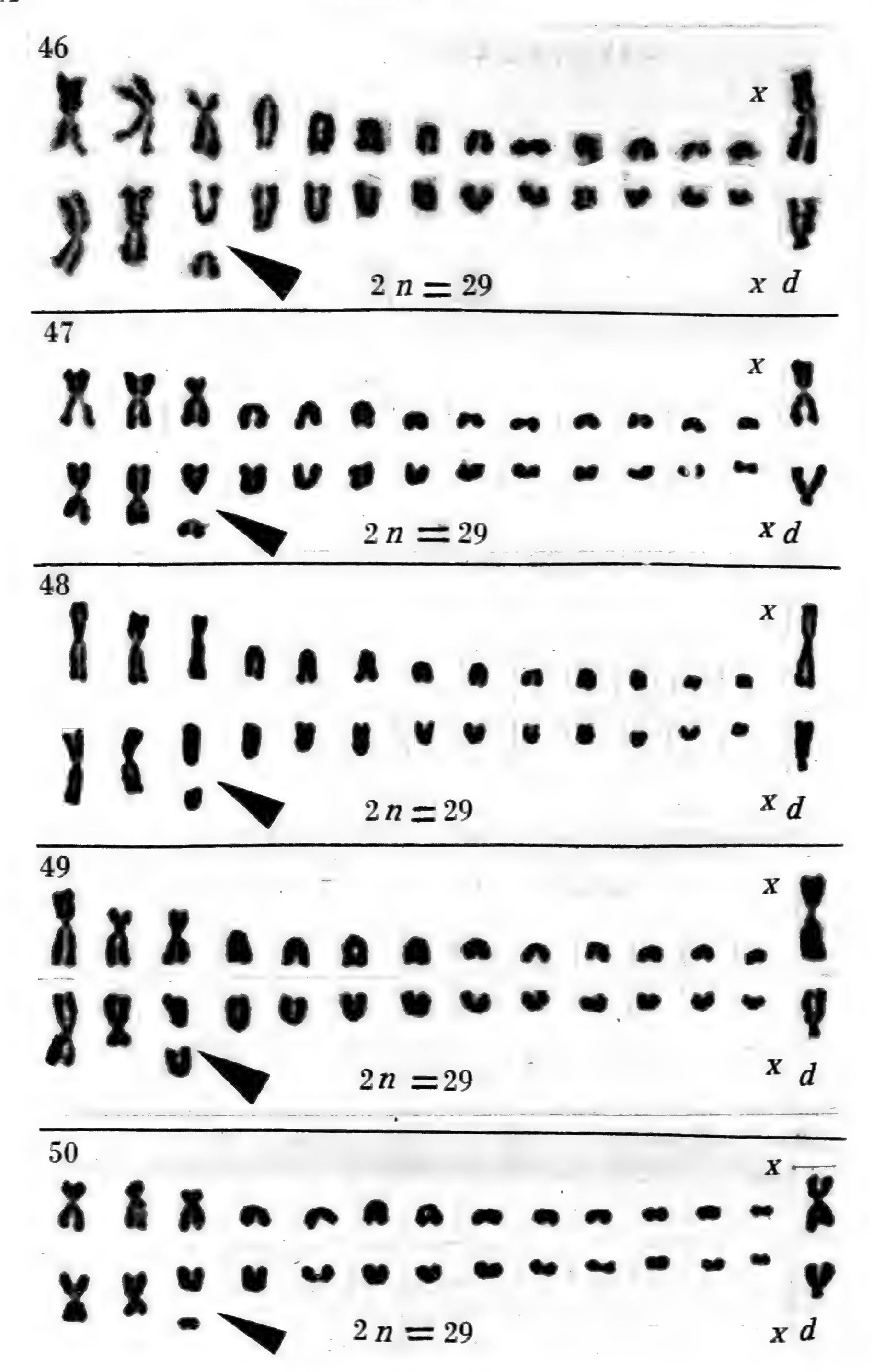


FIG. 46-50.

M. minutoides musculoides.
Caryogrammes de deux ♀♀ avec X_d et une fusion centrique hétérozygote.

présence d'un chiasma entre l'**X** et l'**Y** à la métaphase I témoigne que le *BC* de l'**Y**, très réduit, dérive par délétion intercalaire d'un bras autosomique primitivement plus développé; ce *BC*, apparent à la métaphase I, s'avère très sensible à la fixation et, très contracté, devient presque indiscernable dans les divisions diploïdes.

Le second (♂ 261/4, 2N=19, fig. 30-35) présente des chromosomes sexuels multiples de type $\mathbf{X}/\mathbf{Y}_1\mathbf{Y}_2$ (fig. 42/D). A la métaphase I, nous comptons huit tétrades autosomiques et un trivalent, que l'absence de complexe **X**/**Y** classique de type *TR* nous oblige à considérer comme résultant de l'association de trois hétérochromosomes, ce que confirme l'examen de mitoses spléniques et spermatogoniales: seize *MC* ou *SM* s'apparient aisément et mesurent de 4,7 à 3,0 μ; l'**X** (*mc*) se distingue par sa taille dépassant celle des autosomes (6,1 μ) et par l'hétérochromatie du plus long de ses bras (*I.C.*=0,45); restent deux *AC* mesurant respectivement 3,0 et 2,8 μ qui correspondent aux éléments $\mathbf{Y}_1$ et $\mathbf{Y}_2$.

Remarquons que nous retrouvons chez les *M. minutoides/musculoides* le type de chromosomes sexuels $\mathbf{X}/\mathbf{Y}_1\mathbf{Y}_2$ déjà décrit chez *Gerbillus gerbillus* (Matthey, 1954; Wahrmann et Zahavi, 1955), *Sorex araneus* (Bovey, 1948; Sharman, 1956; Ford, Hamerton et Sharman, 1957; Meylan, 1964) et plusieurs Chiroptères phyllostomatidés (Hsu et al., 1968; Baker er Hsu, 1970; Baker er Bleier, 1971). Le type *TR* se retrouve chez les deux espèces nouvelles dont nous avons maintenant à parler.

3. CYTOGÉNÉTIQUE DE DEUX ESPÈCES NOUVELLES

A. *Mus oubanguii* Petter

L'examen de 50 individus provenant de Bangassou, Ippy et La Maboké révèle un type de polymorphisme observé pour la première fois chez les Leggadas et fondé sur l'inversion péricentrique: le nombre diploïde est constant, 2N=28, alors que le *N.F.* est compris entre 30 et 34 (fig. 51-60).

Les chromosomes alignés par ordre de taille décroissante se répartissent en deux groupes, le groupe *A* réunissant les quatre premières paires et le groupe *B* constitué des dix autres; la différence de taille entre le plus petit chromosome du groupe *A* et le plus grand chromosome du groupe *B* est faible mais plus grande néanmoins que celle qui permet de distinguer les constituants de deux paires consécutives à l'intérieur d'un même groupe: en effet, la taille du plus long des éléments du groupe *A* varie entre 6,6 et 4,1 μ alors que celle du plus petit chromosome de ce même groupe (paire IV) se situe entre 4,4 et 3,5 μ; il en résulte une variation moyenne de 0,45 μ entre les chromosomes de deux paires se succédant à l'intérieur de ce groupe. Dans le groupe *B* la variation d'une paire à la suivante n'excède pas 0,15 μ; le plus long des *AC* mesure de 3,6 à 2,0 μ, le plus court de

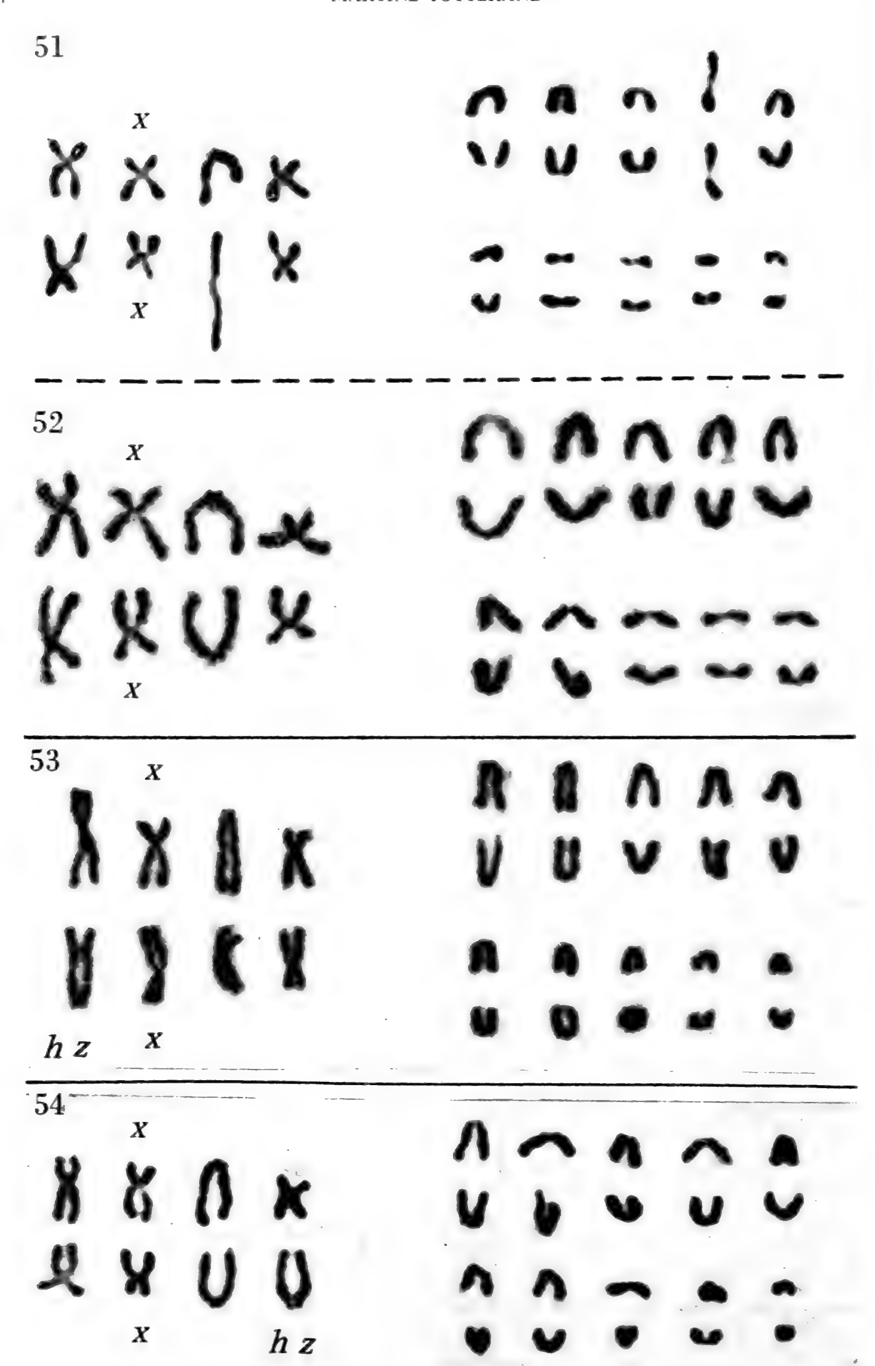


FIG. 51-54.

M. oubanguii. Fig. 51 et 52. ♀ 306/49. Groupe *A*: 4 *MC*, 2 X, 2 *AC*.
Fig. 53 et 54. ♀ 376/119 et ♀ 276/19. Groupe *A*: 3 *MC*, 2 X, 3 *AC*.

1,4 à 1,0 μ. Par contre, entre le plus petit élément du groupe *A* et le plus grand du groupe *B* la différence moyenne est de 1,3 μ.

Les chromosomes du groupe *B* sont *ac* et semblables chez tous les individus. Le groupe *A* comprend, outre les chromosomes sexuels, six autosomes pouvant être affectés par des inversions péricentriques. Ces huit grands chromosomes forment quatre paires, les hétérochromosomes, toujours *mc*, occupant la seconde place. Les paires I, III et IV sont homozygotes ou hétérozygotes pour des *I.P.*, d'où les différentes combinaisons que nous avons observées et qui apparaissent dans les proportions suivantes:

Paires I, III, IV —	4 *MC*/2 *AC*	4/50	8 %	(fig. 51 et 52)
	3 *MC*/3 *AC*	21/50	42 %	(fig. 53 et 54)
	2 *MC*/4 *AC*	16/50	32 %	(fig. 55 - 57)
	1 *MC*/5 *AC*	7/50	14 %	(fig. 58 et 59)
	0 *MC*/6 *AC*	2/50	4 %	(fig. 60)

Pour obtenir des résultats statistiques valables, nous avons réunis les trois populations de Maboké (4 individus), Bangassou (9), et Ippy (37) en un seu

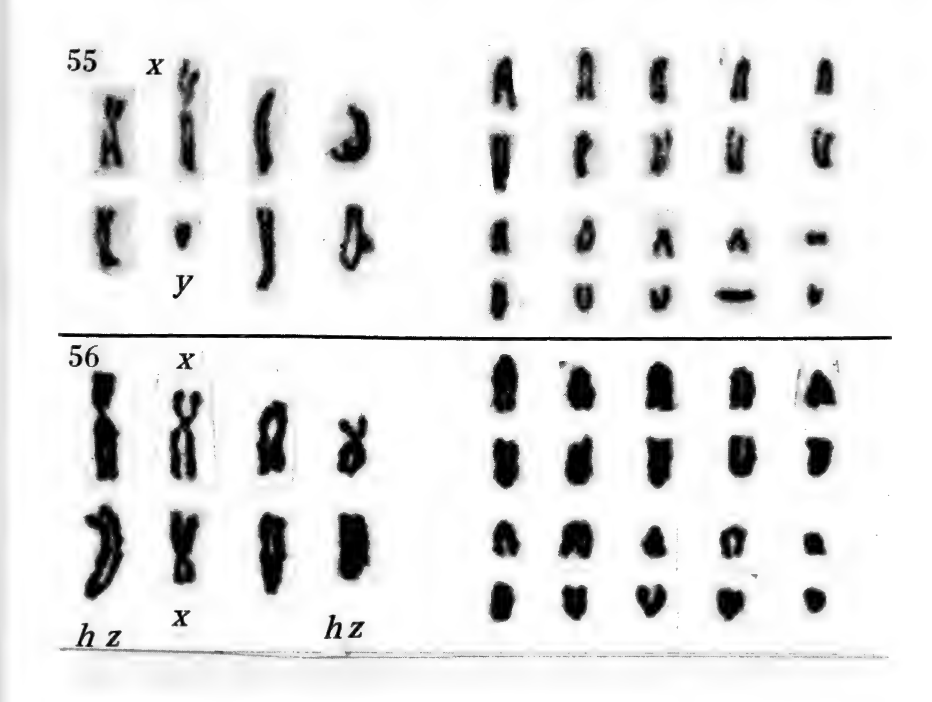


Fig. 55 et 56.

M. oubanguii. Fig. 55. ♂ 279/22. Groupe *A*: 2 *MC*, X, Y, 4 *AC*.
Fig. 56. ♀ 283/26. Groupe *A*: 2 *MC*, 2 X, 4 *AC*.

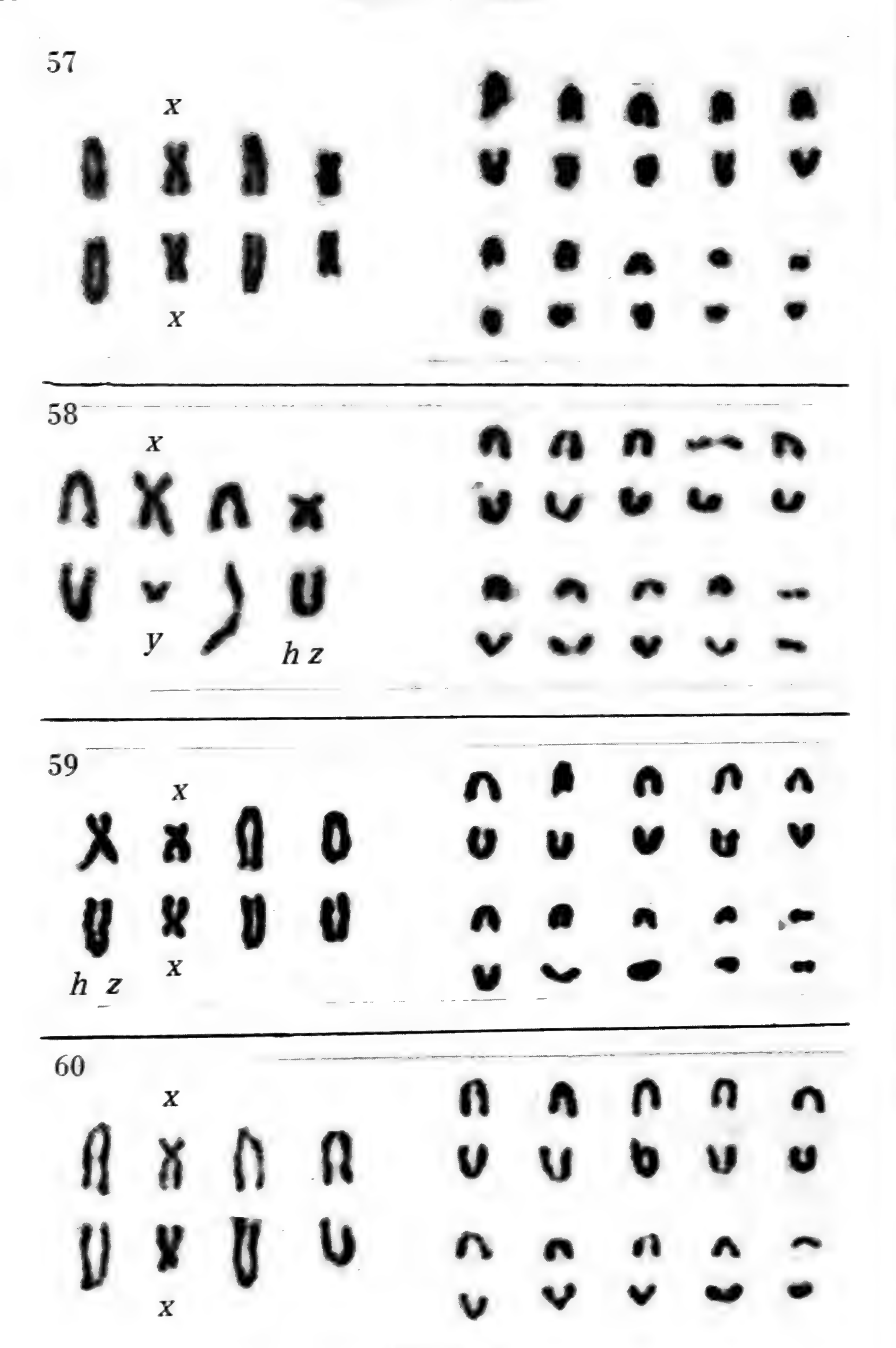


FIG. 57-60.

M. oubanguii. Fig. 57. ♀ 351/94. Groupe *A*: 2 *MC*, 2 X, 4 *AC*. Fig. 58. ♂ 280/23. Groupe *A*: 1 *MC*, X, Y, 5 *AC*. Fig. 59. ♀ 277/20. Groupe *A*: 1 *MC*, 2 X, 5 *AC*. Fig. 60. ♀ 282/25. Groupe *A*: 0 *MC*, 2 X, 6 *AC*.

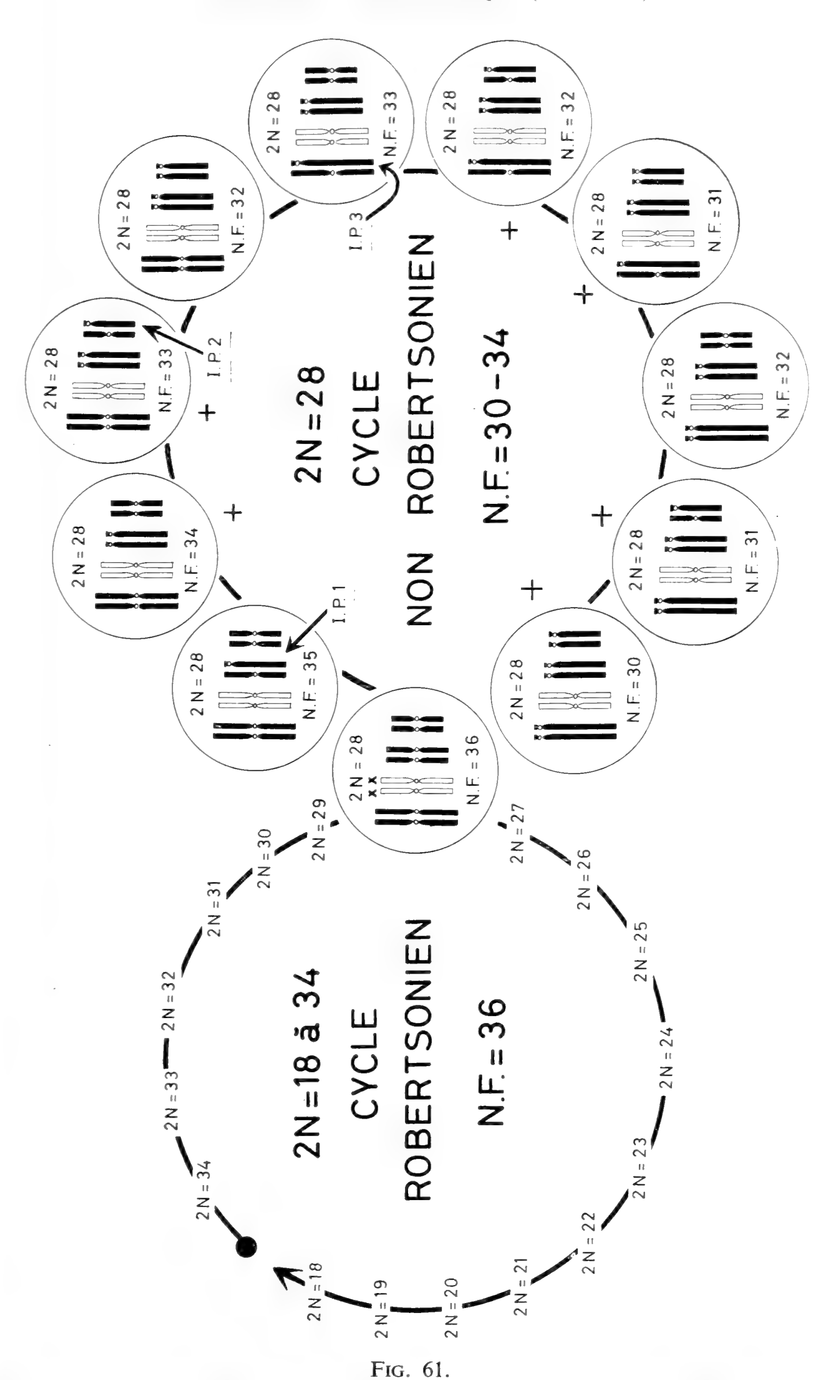


FIG. 61.

Partant de l'une des formules du Cycle robertsonien (2N = 28), il est possible de dériver les caryotypes du Cycle non-robertsonien en faisant intervenir des inversions péricentriques (I.P.1, I.P.2, I.P.3). Les six combinaisons homo- ou hétérozygotes observées sont marquées d'une croix. (D'après MATTHEY et JOTTERAND, 1970).

échantillon. On constate que les types les plus fréquents sont 3 *MC*/3 *AC* (42%) et 2 *MC*/4 *AC* (32%) et que les porteurs de plus de 4 *AC* ne représentent que le 18% des cas. Une telle répartition parle en faveur de l'interprétation qui consiste à faire dériver ces nouveaux génotypes du complexe robertsonien *minutoides/musculoides* (fig. 61) et plus particulièrement des formes à 28 chromosomes (*N.F.*=36) chez lesquelles les mêmes deux groupes se retrouvent: le groupe *A* constitué de huit *MC* ou *SM* dont les hétérochromosomes, le groupe *B* de 20 *AC* (MATTHEY et JOTTERAND, 1970). Chez les *M. oubanguii* qui diffèrent le moins de ces *minutoides* à 28, le groupe *A* est constitué de trois paires de *MC* et d'une paire de *AC*, celle-ci située invariablement à la troisième place. On peut imaginer que la première inversion péricentrique a affecté l'un des chromosomes de la troisième paire et s'est répandue dans la population où nous ne l'avons trouvée qu'à l'état homozygote; en effet, la combinaison 5 *MC*/1 *AC* n'a pas été observée ce qui pourrait être significatif d'un avantage sélectif lié à l'homozygotie de cette paire III. Ultérieurement des inversions péricentriques se manifestent au niveau des paires I et IV, tant à l'état homozygote qu'à l'état hétérozygote.

Si la fréquence d'une combinaison diminue en fonction de l'augmentation du nombre de ses éléments mutés, les formes les plus proches de celles considérées comme primitives devraient être les plus fréquentes. Mais alors comment expliquer le fait que la combinaison 4 *MC*/2 *AC* ne se retrouve que dans le 8% des cas? Seule l'hypothèse d'un avantage sélectif conféré aux hétérozygotes permet d'interpréter cette observation. Il est cependant curieux d'attribuer un avantage sélectif, dans un cas à l'homozygotie, dans l'autre cas à l'hétérozygotie de deux paires d'un même caryotype.

Chromosomes sexuels — ceux-ci auxquels les mesures confèrent la seconde place dans le groupe *A* peuvent être rattachés au type *TR*: l'**X** est *sm*, sa longueur varie de 7,7 à 3,3 μ, son *I.C.* de 0,30 à 0,43; l'**Y**, *SM* de petite taille (2,2 à 1,6 μ; *I.C.*=0,20) ressemble à un $\mathbf{Y}/TR_a$.

B. *Mus goundae* PETTER

Six individus des environs de N'Délé différents déjà par leur apparence de toutes les autres Leggadas de République Centrafricaine ont été reconnus par PETTER (1970) comme espèce nouvelle, *M. goundae* dont j'ai décrit le caryotype dans une note préliminaire (JOTTERAND, 1970).

L'analyse du caryotype confirme l'indépendance spécifique de ces souris et révèle quatre types de formules chromosomiques: 2N=19 (♀ 327/70), 2N=18 (♂ 331/74), 2N=17 (♂ 329/72, ♂ 366/109 et ♀ 367/110), ces deux derniers nés en captivité d'une mère à 16 chromosomes (♀ 364/107).

Nous avons donc affaire à un nouveau système polymorphe robertsonien (fig. 62-68). Bien que l'échantillon soit petit, il est certain qu'il ne peut exister de

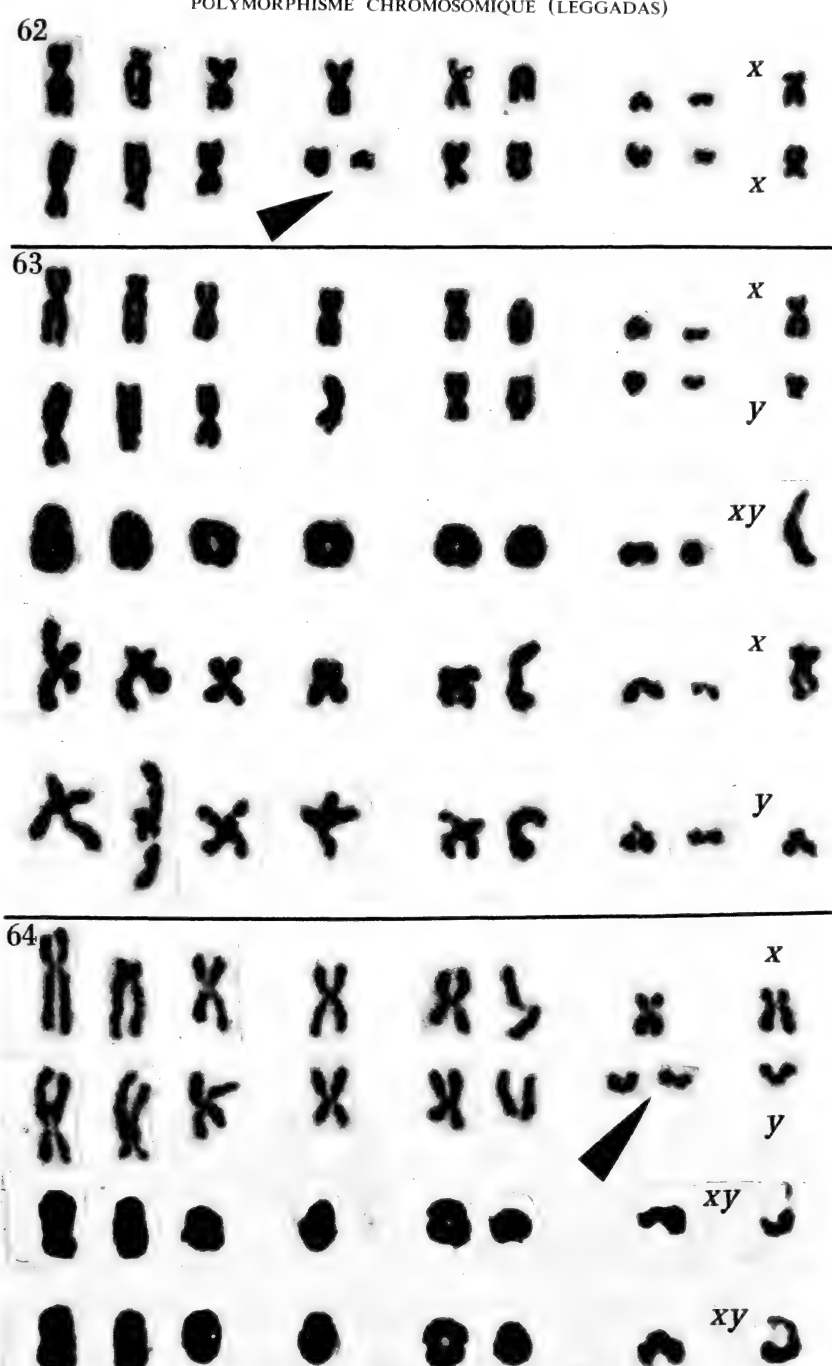


Fig. 62-64.

M. goundae. Fig. 62. ♀ 327/70, 2N = 19. Fig. 63. ♂ 331/74, 2N = 18. Une cinèse diploïde, une métaphase I et deux métaphases II. Fig. 64. ♂ 329/72, 2N = 17. Une cinèse diploïde et deux métaphases I.

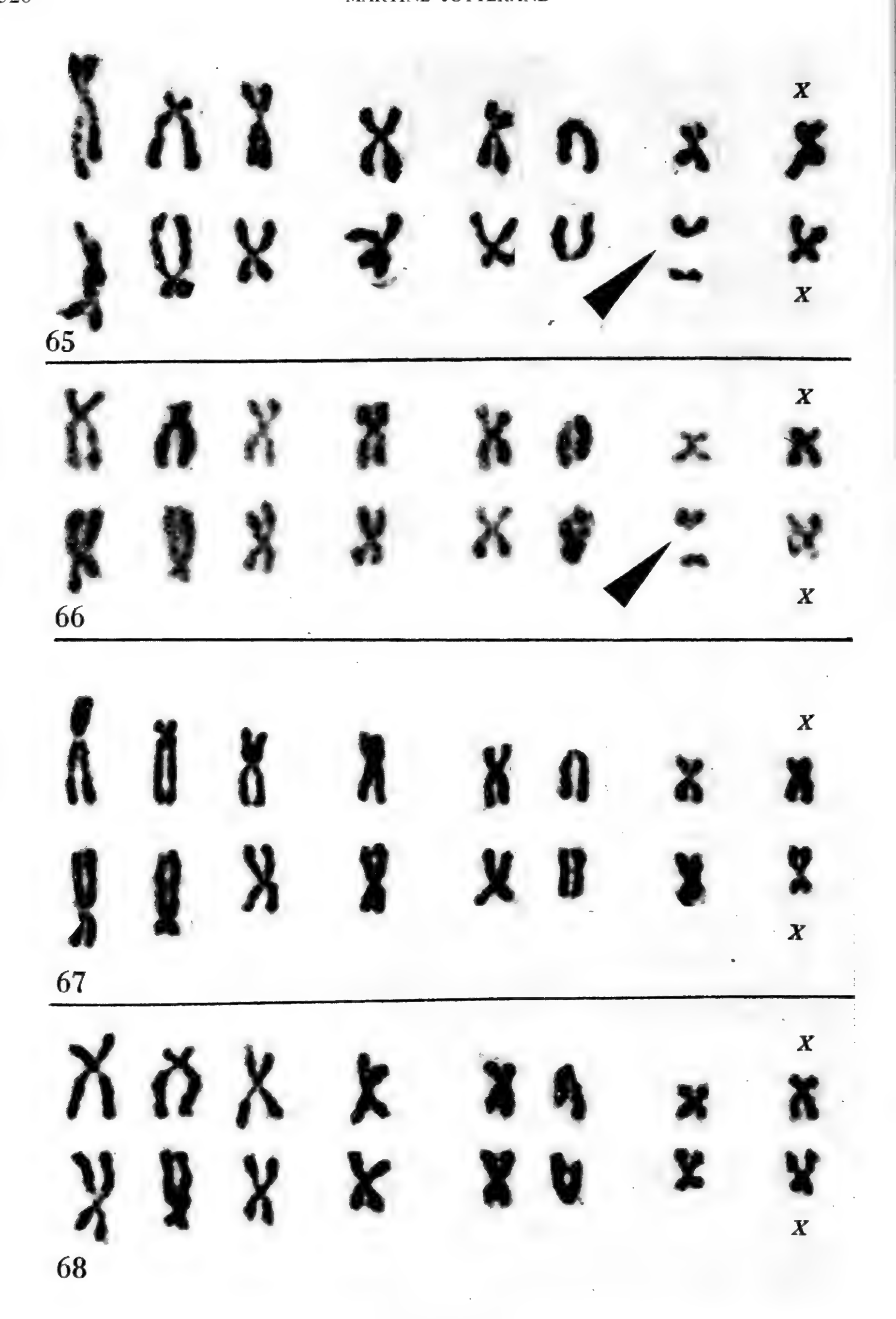


FIG. 65-68.

M. goundae. Fig. 65 et 66. ♀ 367/110, 2N = 17.
Fig. 67 et 68. ♀ 364/107, 2N = 16. Cinèses diploïdes.

nombre 2N inférieur à 16 où tous les chromosomes sont *mc*, valeur effectivement observée. Par contre il n'est pas possible d'affirmer que les nombres diploïdes supérieurs à 19 ne puissent être observés, la limite théorique étant de 30, chiffre égal au *N.F.*

L'étude de la meïose chez les ♂♂ à 18 et 17 chromosomes (fig. 63 et 64) permet d'identifier à la métaphase I le complexe sexuel résultant de l'association de deux *SM*: l'**X** (*I.C.*=0,33) mesure de 3,8-2,2 μ; l'**Y** (*I.C.*=0,25) de 2,0-1,5 μ.

Les trois premières paires ne présentent pas de différences dans les quatre caryotypes observés: la paire I est constituée de deux *MC* dont la taille est comprise entre 8,3 et 5,0 μ. Les éléments de la paire II sont *sm* (*I.C.*=0,15), leur longueur allant de 6,6 à 4,1 μ; la paire III réunit deux *MC* dont la taille varie entre 6,1 et 3,6 μ. Les paires V et VI sont elles aussi morphologiquement semblables dans tous les caryotypes: la paire V est constituée de deux *MC* qui mesurent de 6,3 à 3,3 μ et la paire VI de deux *AC* (4,2-2,5 μ).

Les fusions centriques s'observent au niveau des éléments qui, dans les caryotypes homozygotes à huit paires de *MC* (2N=16), occupent les places IV et VII. A la quatrième place, chez les individus à 19, nous trouvons un *MC* (3,6 μ) dont les bras sont respectivement les homoloques de deux *AC*, l'un de 2,0 μ et l'autre de 1,5 μ. Aux septième et huitième rangs deux paires d'*AC* de très petite taille sont formées de chromosomes mesurant, pour la première 2 μ, pour la seconde 1,2 μ. Chez les spécimens à 2N=18, la paire IV est homozygote, constituée de deux *MC* longs de 4,4 μ; les deux paires VII et VIII associent chacune deux *AC* dont la taille varie de 2,0 à 1,0 μ. La paire IV est homozygote et *mc* chez les individus à 17 et 16 chromosomes et ses constituants mesurent 5,0 μ dans les deux cas. Seule varie la paire VII: homozygote chez la forme à 16 chromosomes, elle groupe deux *MC* de 3,3 μ; chez les exemplaires à 2N=17, la métaphase I révèle un trivalent résultant de l'appariement d'un *MC* (3,3 μ) que l'analyse nous permet de situer en troisième position et de deux *AC* mesurant 2,0 et 1,2 μ.

4. TAXONOMIE ET ÉVOLUTION

A. L'origine des Muridae africains

C'est le travail de Misonne (1969) — synthèse des connaissances actuelles — que je suivrai pour exposer ce que nous savons de l'origine des *Muridae*. La différenciation de ce groupe à partir des *Cricetidae* remonte au Miocène et il est généralement admis qu'elle a eu lieu dans le Sud-Est asiatique. La présence de *Muridae* en Afrique implique la migration de ceux-ci à travers les régions subdésertiques irako-iraniennes et certaines formes de savane, seules aptes à supporter les conditions écologiques d'alors, atteignirent l'Arabie d'où, à la faveur des

connexions terrestres unissant celle-ci à l'Afrique, elles gagnèrent ce continent au Miocène supérieur et au Pliocène. La découverte de *Muridae* fossiles dans le Tertiaire africain pourrait conduire à modifier cette conception; le berceau du groupe serait en Afrique et le peuplement de l'Asie se serait ultérieurement produit. THENIUS (1969) estime que cette hypothèse est cependant moins probable.

B. LE GENRE MUS

ELLERMANN (1941) répartit les *Mus*, qu'il considère comme un genre parfaitement naturel de formes étroitement apparentées en six groupes, une espèce au moins de chacun d'entre eux ayant fait l'objet d'une étude cytologique (fig. 69).

1. du groupe *musculus*, deux représentants sont connus, *M. musculus* et sous-espèces voisines (2N=40; *N.F.*=40) et *M. poschiavinus* (2N=26;*N.F.*=40) dont le caryotype dérive du précédent par sept fusions centriques (GROPP, TETTENBORN et LEHMANN, 1969, 1970)
2. dans le groupe *booduga* nous trouvons *M. booduga* (2N=40; *N.F.*=40) et *M. dunni* (2N=40; *N.F.*=49, 50, 51 et 52) (MATTHEY et PETTER, 1968).
3. groupe *platythrix*. *M. platythrix* (2N=22; *N.F.*=28) a été étudié par PATHAK (1970).
4. groupe *bufo-triton*. L'analyse chromosomique ne parle pas en faveur de la réunion de *bufo* à formule chromosomique primitive (2N=36; *N.F.*=36) avec les deux formes de *M. triton* étudiées par MATTHEY (1966) et dont le caryotype est au contraire très spécialisé: *M. triton f.c.* 1 (2N=32; *N.F.*=34) et *M. triton f.c.2* (2N=20, 21, 22; *N.F.*=32 chez la ♀, 34 chez le ♂)

5 et 6. les groupes *minutoides* et *tenellus* d'ELLERMANN sont très disparates comme nous le montrerons plus bas. D'ailleurs, dans une révision récente, PETTER *(in litt.)* renonce provisoirement à constituer les groupes d'espèces à partir des Leggadas africaines.

Quels sont les mécanismes responsables de la différenciation des espèces du genre *Mus* ? Le seul élément sûr dont nous disposons et qui nous sert de point de départ relève de données statistiques (MATTHEY, 1958-1970): chez les Euthériens, plus du 50% des formules chromosomiques sont situées dans le « spectre des valeurs modales » (2N compris entre 40 et 56); chez les *Murinae*, le 62,6% des espèces sont comprises dans cette bande et les valeurs inférieures à 40 ne se rencontrent que dans le 5,5% des cas; il est donc tentant d'attribuer un caractère primitif aux formes ayant les nombres diploïdes les plus élevés, donc de considérer *M. dunni* comme la souris la plus proche de l'ancêtre du genre. Le passage de *M. dunni* à *M. booduga* implique, outre des inversions péricentriques répétées, de

nombreuses translocations comme l'atteste l'analyse comparée des deux génômes. Bien que placés par ELLERMANN dans deux groupes différents, *M. booduga* et *M. musculus* ont le même caryotype, dont se dérive aisement celui de *M. poschiavinus* par fusions centriques. Le cas de *M. platythrix* présume de processus

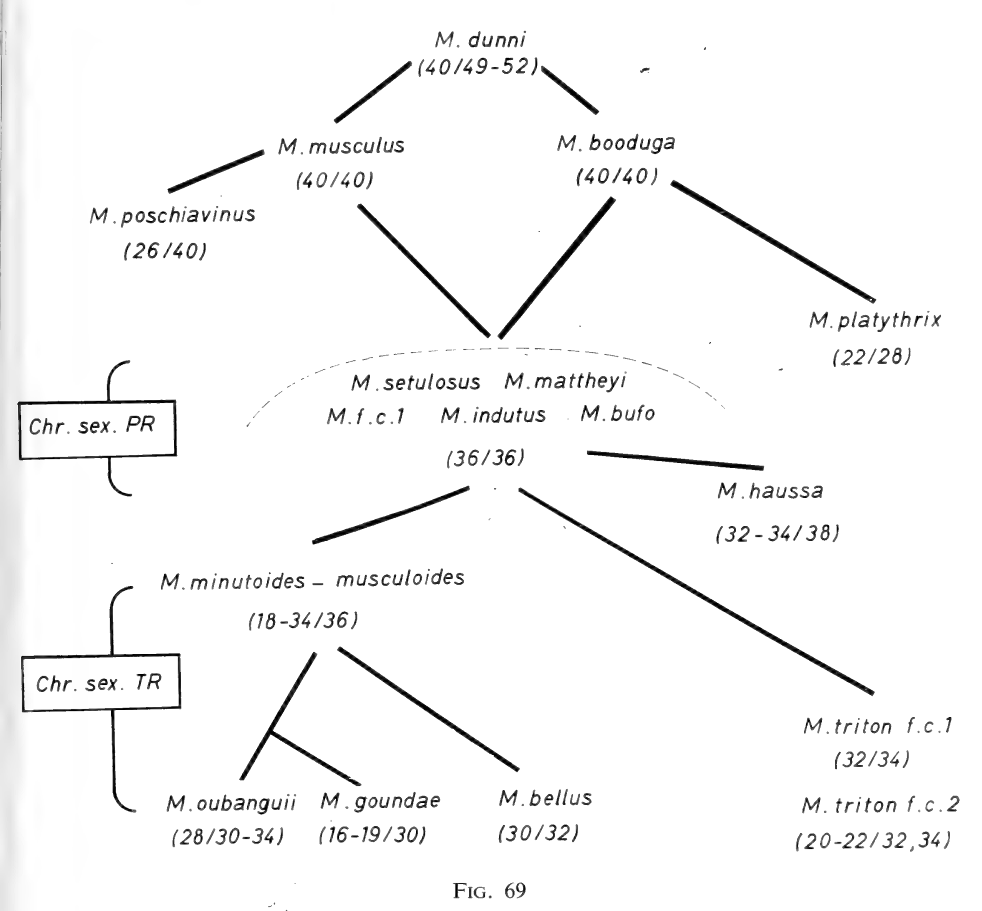


FIG. 69

Genre Mus. Formules chromosomiques et relations phylétiques présumées.

évolutifs plus complexes exigeant à la fois fusions, translocations et inversions.

Passons maintenant des souris eurasiennes à leurs congénères africains (Leggadas). La transition de *M. musculus* (40/40) à *M. setulosus* (36/36) implique la réalisation de ruptures et de translocations avec perte de quatre fragments centriques. Pour évaluer l'importance de cette dernière, j'ai choisi, pour chacune des espèces, quatre cinèses spléniques techniquement irréprochables. J'ai mesuré la longueur totale du caryotype d'après des microphotos, amenées par projection à un grossissement de 3600 ×, et obtenu les résultats suivants:

M. musculus — 359,8 — 345,0 — 437,1 et 244,9
M. setulosus — 248,5 — 517,8 — 462,3 et 251,1

soit en microns:

M. musculus — 99,9 — 95,8 — 121,4 et 68,0
M. setulosus — 69,0 — 143,8 — 128,4 et 69,3

Les moyennes respectives sont alors de 96,2 et 102,6; la différence de 6 microns ne semble pas significative, la perte de matériel inhérente à la disparition des quatre régions centromériques étant donc négligeable.

Pour faciliter la comparaison des deux caryotypes, nous avons ramené les deux chiffres donnés ci-dessus à la même valeur de 1000. La fig. 70 montre alors que les proportions relatives des chromosomes formant les différentes paires sont très semblables pour les quatre cinèses des deux espèces. La longueur moyenne des chromosomes de chacune de ces paires donne les points permettant l'établissement des deux courbes. Remarquant que les chromosomes les plus grands ont la même longueur dans les deux espèces, nous pouvons supposer qu'ils n'ont pas subi de remaniements ce qui, compte tenu du fait que les hétérochromosomes représentent une fraction relativement stable du génôme vient à l'appui de l'opinion généralement admise que chez *M. musculus* les chromosomes **X** sont les plus longs. La comparaison des autosomes montre qu'ils sont le siège de nombreux remaniements sans qu'ils soit possible de préciser davantage.

C. Cytogénétique et taxonomie des Leggadas

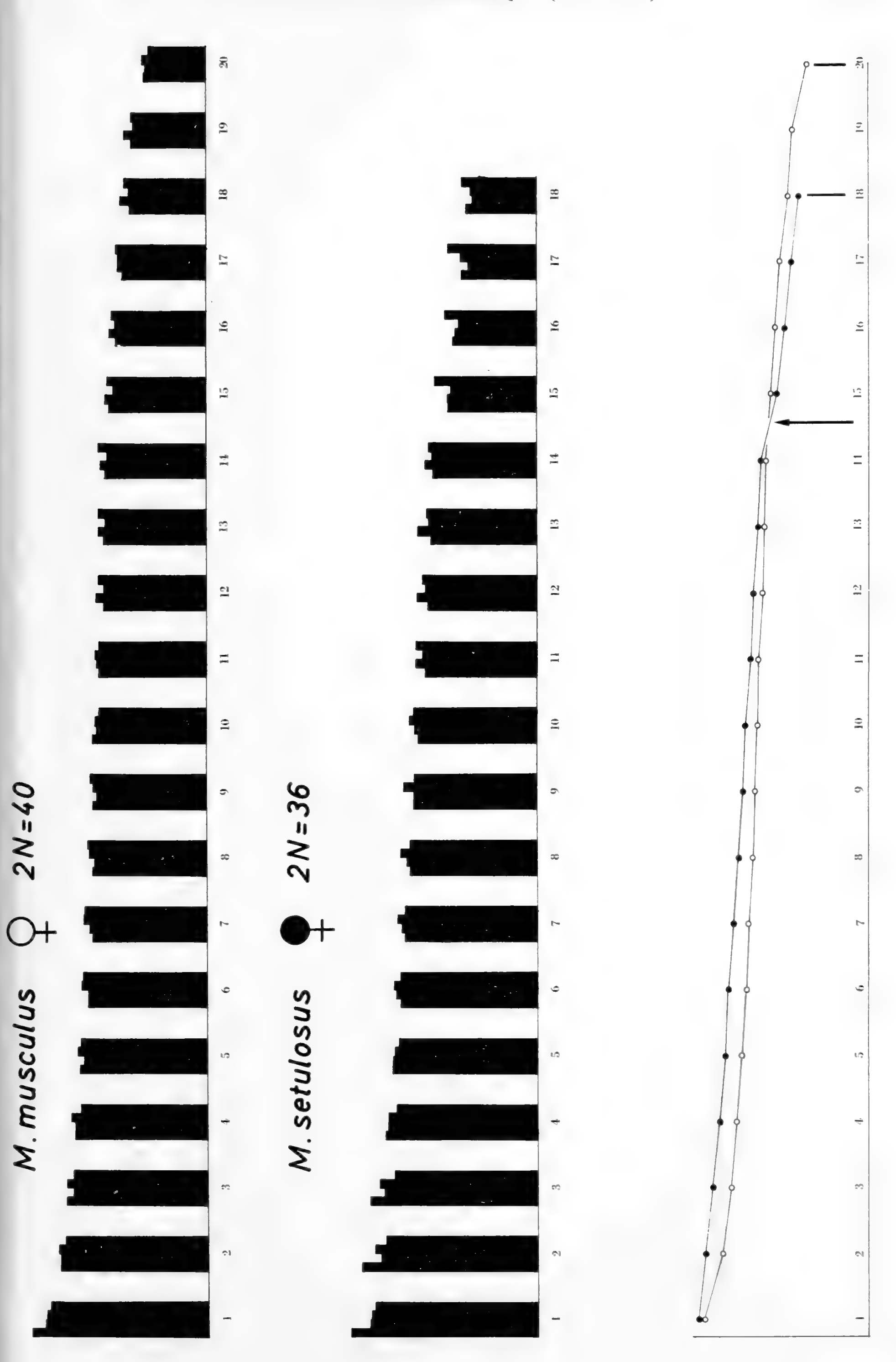
La fig. 71 est une clé de détermination intégrant toutes les données relatives aux Leggadas. Elle se fonde sur les critères cytologiques ceux-ci étant représentés par le type de chromosomes sexuels (*PR* ou *TR*), le *N.F.* et le nombre 2N.

Les formules chromosomiques originales, $\mathbf{X_1X_2/Y}$ et $\mathbf{X/Y_1Y_2}$ semblent dérivées des deux types principaux.

Les *Mus PR* présentent tous un *N.F.* de 36 à l'exception de *M. haussa* dont le *N.F.* de 38 s'explique par une inversion péricentrique. Chez *M. mattheyi*, *M. setulosus*, *M. indutus*, *M. f.c.1* et *M. bufo*, 2N=36. Le polymorphisme n'intervient que rarement dans ce groupe, chez *M. haussa* (2N=34, 33, 32) et chez *M. f.c.5* dont une paire d'autosomes est *mc*.

Fig. 70.

Analyse comparée des chromosomes, classés par ordre de longueur, dans quatre cinèses de *M. musculus* et de *M. setulosus*.


M. musculus ♀ 2N=40
M. setulosus ♀ 2N=36
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18

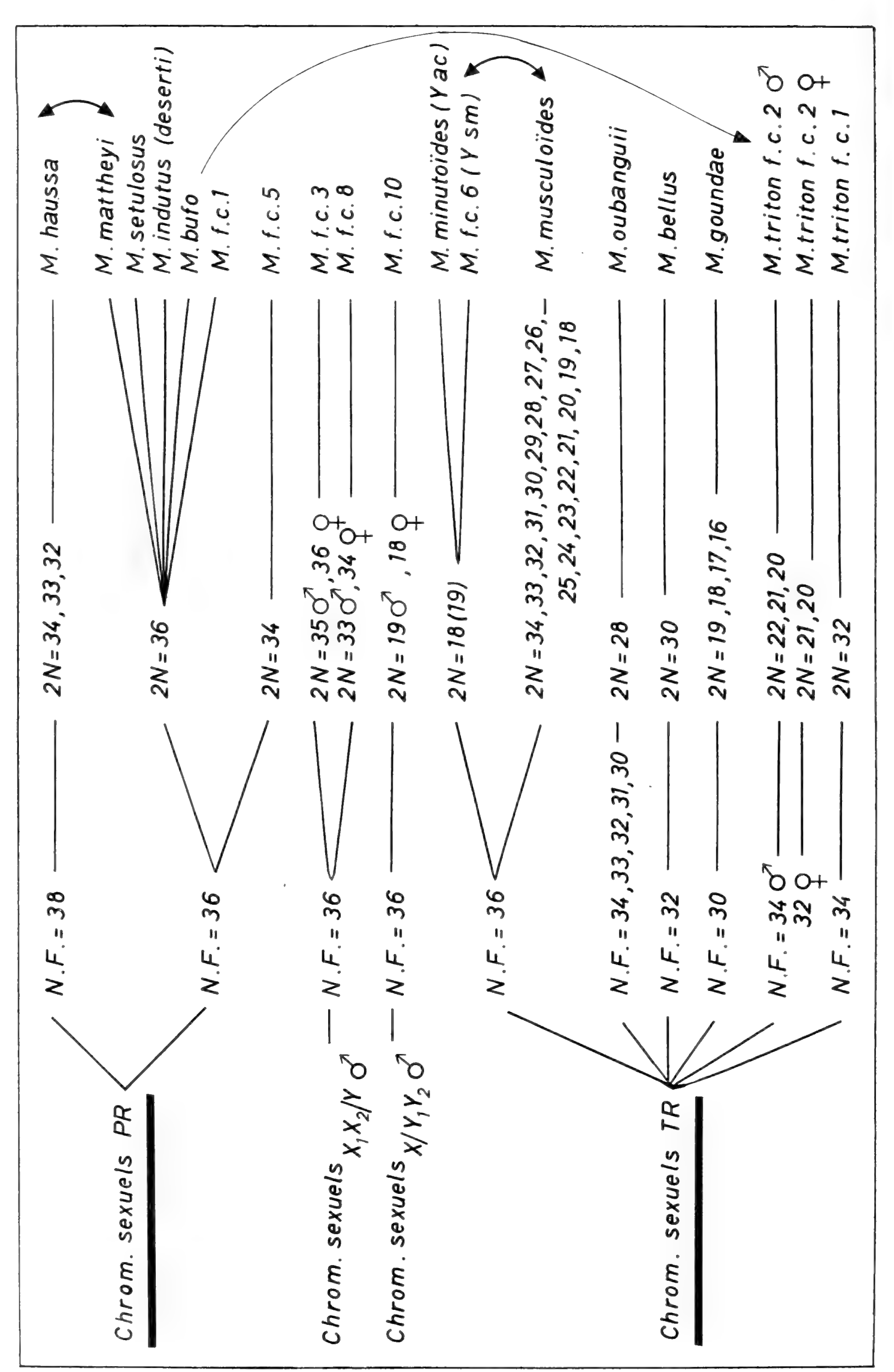


FIG. 71.

Clé de détermination des Leggadas étudiées selon les critères caryologiques.

Dans le groupe *TR*, on trouve des *N.F.* compris entre 36 et 30, les nombres diploïdes entre 34 et 16. Les *M. minutoides/musculoides* (*N.F.*=36) constituent un système polymorphe robertsonien où 2N passe de 34 (tous les autosomes *ac*) à 18 (tous les autosomes *mc*), les valeurs intermédiaires étant toutes connues. *M. minutoides* (2N=18; *N.F.*=36) se distingue par son Y acrocentrique.

Le *N.F.* varie de 34 à 30 chez *M. oubanguii*, le nombre 2N étant constant et égal à 28; l'analyse chromosomique suggère une dérivation à partir de *M. minutoides/musculoides* à 28 chromosomes par des *I.P.* affectant trois paires autosomiques, à l'état hétéro ou homozygote. *M. bellus* (2N=30) et *M. goundae* (2N=16-19) ont en commun des *N.F.* réduits respectivement à 32 et 30.

Chez *M. triton f.c.1* le *N.F.* est de 34, le nombre diploïde de 32. La situation de *M. triton f.c.2* est difficile à comprendre: le *N.F.* est de 34 chez le ♂ et de 32 chez la ♀ et le nombre 2N varie de 20 à 22 selon le mode robertsonien.

Si nous revenons maintenant à la distribution en trois groupes d'Ellermann, cette classification encadre assez mal les résultats de l'analyse chromosomique. Le groupe *bufo-triton* rapproche des formes très différentes. Serait-il cependant possible de considérer *bufo (PR)* comme souche originelle des *triton (TR)*, dérivation qui serait donc distincte de celle ayant abouti aux groupes *minutoides* et *tenellus?* Notons que, pour Ellerman lui-même, le groupe *tenellus* se distingue surtout par la morphologie de la fosse ptérygoïdienne alors que pour Petter (1969), Misonne et Verschuren (1966), c'est le « bourrelet bien marqué sur le cingulum antérieur » de M_1 qui est le caractère essentiel. Ce bourrelet, *M. haussa* le possède bien qu'Ellerman colloque cette Souris dans son groupe *minutoides*. En 1941, *M. deserti* est également rattaché au groupe *tenellus*, cependant que *M. indutus* est traité comme *ssp.* de *M. bellus*, ce dernier incorporé au groupe *minutoides*. Mais, en 1953 (Southern African Mammals) *indutus* est devenu synonyme de *deserti*, ce qui implique son transfert du groupe *tenellus* au groupe *minutoides*. Dans ce dernier, il est étonnant de voir *M. setulosus*, si facilement reconnaissable, être considéré comme un synonyme de *musculoides*, les deux espèces, sympatriques en Côte-d'Ivoire, étant aisées à distinguer. Ce même groupe *minutoides* d'Ellermann est constitué de neuf espèces, quatre d'entre elles ayant fait l'objet de recherches chromosomiques. Si l'appartenance de *M. bellus* à ce groupe est parfaitement admissible, il n'en est pas de même pour *M. haussa* qui se rattache au groupe *tenellus*. Enfin, pour nous, *M. minutoides* et *M. musculoides* appartiennent à une même *superspecies* comprenant tous les caryotypes de l'éventail robertsonien.

La classification de Misonne (1969) en trois sections, *booduga*, *minutoides* et *pahari*, place toutes les Leggadas africaines dans la seconde mais y adjoint encore *M. platythrix* asiatique. Enfin Petter considère comme un ensemble les formes africaines.

Dans ces conditions et sans oublier que l'identification d'une espèce réclame

l'examen de tous les critères disponibles, il est permis de se demander si les données caryologiques ne peuvent pas, dans une certaine mesure, nous permettre de tenter un essai de classement puisque la méthode morphologique classique — fondée sur l'étude du pelage,du crâne et des dents — semble aboutir à une impasse. Nous ferons également appel, dans le chapitre suivant, à de trop rares documents écologiques, zoogéographiques et paléobiologiques pour ébaucher une reconstitution de l'histoire des Leggadas africaines.

5. LEGGADAS ET PEUPLEMENT DE L'AFRIQUE

Quel était le degré de différenciation des *Mus* qui passèrent en Afrique ? Le seul document dont nous disposons à ce propos est représenté par quelques fossiles de *Murinae* découverts en Palestine, dans les gisements pléistocènes de Tabun (Bate, 1942). Au niveau **F** de ces gisements — Acheuléen supérieur — se rencontrent deux types de *Mus*: quelques Leggadas, dont les mandibules ressemblent à celles d'espèces actuelles, *bellus*, *tenellus*, *haussa* et *deserti*, et des *Mus camini* que l'on retrouve à des niveaux plus récents de ces mêmes gisements. Ces derniers *Mus*, bien que plus évolués que *M. minotaurus* de Crète le sont cependant beaucoup moins que les *M. musculus* récents; les comparant avec les Leggadas, Bate conclut que « it seems to provide proof of the generic distinction of the recent *Mus* and *Leggada* for here we have a *Leggada* from level **F** already in a condition of greater specialization than that of *M. camini*, which is found in later horizons.»

En abordant le problème de la répartition géographique des Leggadas, on peut se demander quels ont été les obstacles qui s'opposèrent à leur diffusion sur le continent africain après qu'elles eurent traversé les régions qu'occupe la Mer Rouge actuelle et atteint le Sud de l'Egypte ou le Soudan.

Pour répondre a cette question il est nécessaire de préciser les exigences écologiques des Leggadas: elles se rencontrent essentiellement dans des zones à facies de savanne, herbeuse et arbustive et semblent donc avoir conservé cette caractéristique que Schwartz et Schwartz (1943) attribuent aux *Mus* primitifs « ... typical dry animals occurring in savannahs, steppes and even in desertic country». La figure 72 présente le schéma orographique du continent africain et, comparée à la distribution géographique des Leggadas, démontre que l'altitude n'est pas un facteur limitatif: c'est ainsi qu'au dessus de Lwiro (2000 m), trois formes coexistent, *M. bufo*, *M. f.c.1* et *M. triton f.c.1*.

Il ne semble pas non plus que les cours d'eau aient représenté des obstacles et la seule barrière écologique effective s'avère être la forêt équatoriale de haute et moyenne altitude. Au cours du Pléistocène, l'étendue de cette sylve a varié en

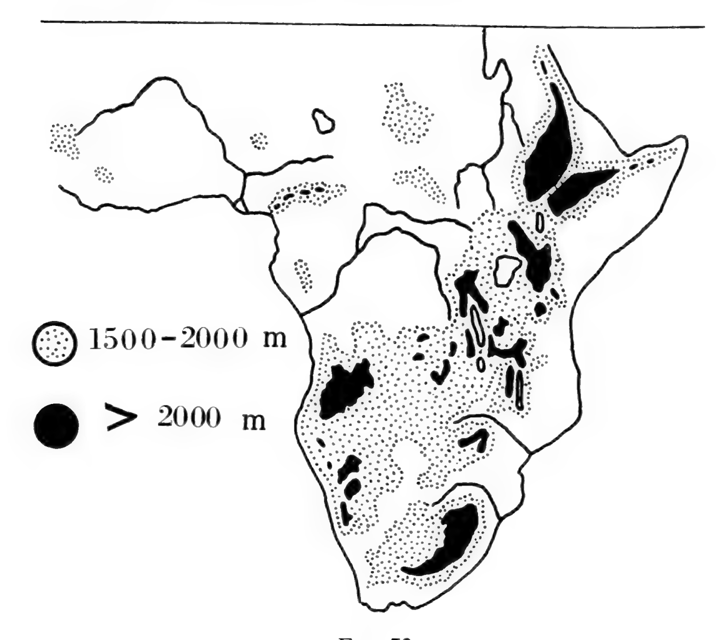


FIG. 72.
Relief de l'Afrique. (Schéma d'après CARCASSON, 1964).

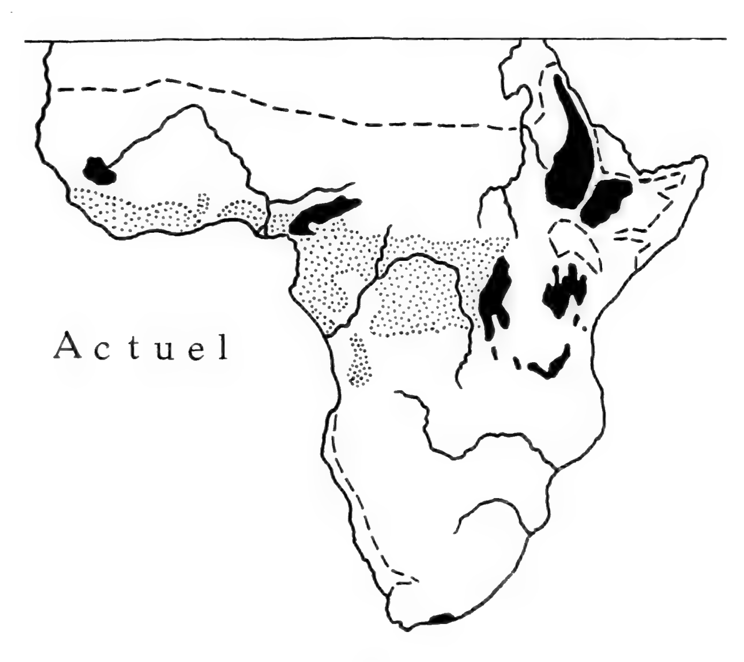


FIG. 73.
Aire actuelle de la forêt tropicale en Afrique. (D'après CARCASSON, 1964).

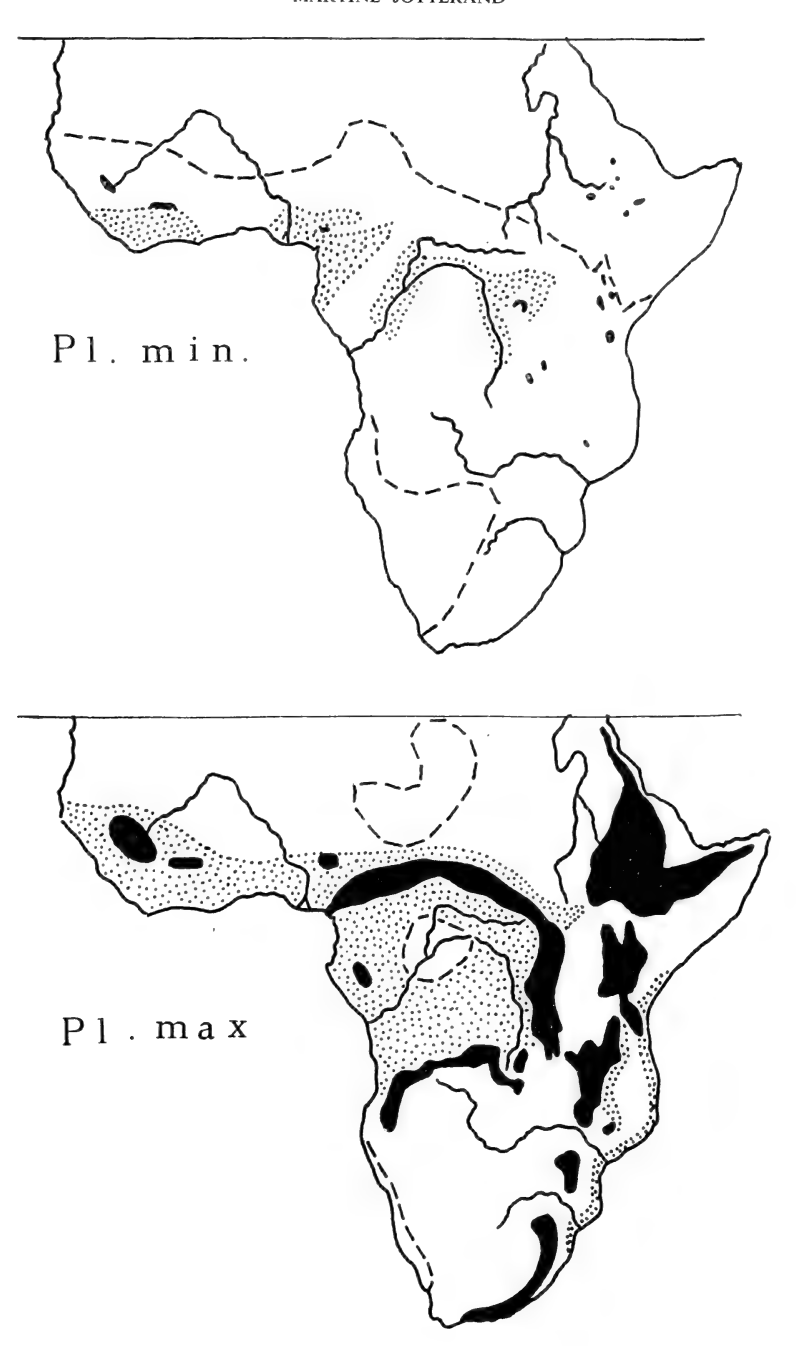


FIG. 74 et 75.
La forêt tropicale africaine.
Son extension au cours des périodes quaternaires de pluviosité minimum et maximum.
(D'après CARCASSON, 1964).

fonction de l'alternance de périodes sèches et de périodes pluviales (CARCASSON, 1964): l'état actuel (fig. 73) est intermédiaire entre les deux extrêmes (fig. 74 et 75) et il est logique d'admettre que la diffusion et l'expansion des Leggadas ont été influencées par ces variations climatiques. Tenant compte de ces dernières, de la topographie et des exigences écologiques, deux voies s'ouvraient à nos souris, longues toutes deux de 6000 km: l'une en direction est-ouest, les a conduites jusqu'en Côte-d'Ivoire, l'autre procédant du nord au sud et dédoublée de part et d'autre de la chaîne des lacs Albert, Edouard, Kiwu et Tanganika, aboutit à la région du Cap.

Il semble que sur le trajet de chacune de ces voies se soient constitués des centres de spéciation, l'un en République Centrafricaine *(M. setulosus, M. minutoides/musculoides, M. oubanguii, M. goundae)*, l'autre, moins exploré dans la zone Kenya, Ouganda, Tanzanie *(M. bellus, M. triton f.c.2)*.

La conquête de l'immense Continent Noir par de si petits Mammifères aux capacités de déplacement limitées pose le problème de la vitesse de diffusion. Si le complexe des Leggadas s'est constitué au cours du Pliocène supérieur et du Pléistocène, nous pouvons estimer à 5 millions d'années le temps dont disposaient ces souris. Pour l'Ondatra (NIETHAMMER, 1963), la vitesse de propagation en Europe a été de 10 à 15 km par an, ce chiffre étant à peu près le même pour l'extension récente des *Dasypus* aux Etats-Unis (BUCHANAN, 1963). Il ne semble pas que les Leggadas aient pu gagner plus de 10 m par année, ce qui exigerait 5 millions d'années pour réaliser l'occupation actuelle de l'Afrique.

6. EVOLUTION CHROMOSOMIQUE

A. ETUDE COMPARÉE DES CHROMOSOMES SEXUELS

L'examen de la répartition géographique des divers types caryologiques permet deux observations intéressantes, que nous allons examiner (fig. 76).

1. dans toutes les stations d'où proviennent nos sujets coexistent des *Mus PR* et des *Mus TR*: en Côte d'Ivoire, *M. setulosus (PR)*, *M. mattheyi (PR)* et *M. minutoides/musculoides (TR)*; en République Centrafricaine, *M. setulosus (PR)* et *M. minutoides/musculoides (TR)*; en Angola, nous retrouvons le type *PR* avec *M. f.c.5* et le type *TR* représenté par des *Mus minutoides/musculoides*. Bien que de caryotypes très différents, ces deux formes sont morphologiquement indiscernables. En Afrique du Sud, *M. indutus (PR)* et *M. m. minutoides (TR)* sont sympatriques. Cette répartition semble parler en faveur de la réalisation simultanée sur plusieurs points du Continent africain d'un même type de mutation, soit la translocation mettant en jeu une paire d'autosomes et les chromosomes sexuels. Une confirmation de cette hypothèse selon laquelle un même type de transforma-

tion peut apparaître simultanément en des lieux éloignés résulte d'un travai récent dû à la collaboration d'un paléontologiste et d'un cytologiste (CHALINE e MATTHEY, 1971).

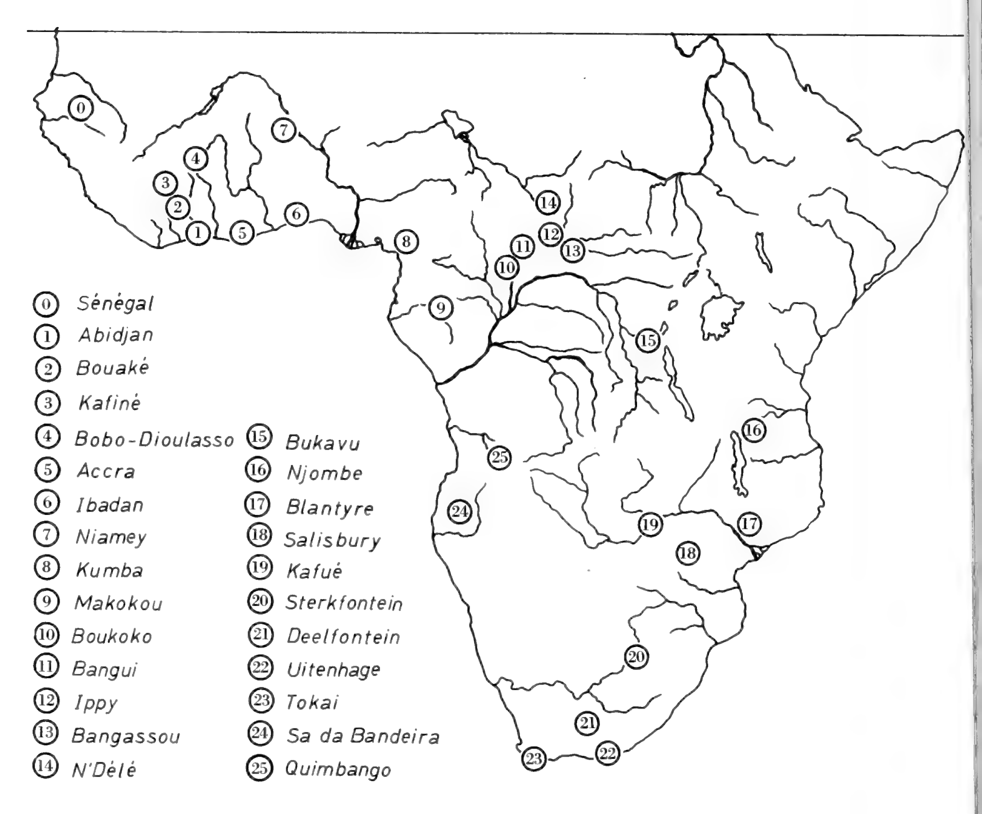


FIG. 76.

Enumération des sujets capturés dans les différentes stations. **0** — *mattheyi. min/musc.* (19). **1** — *setulosus. min/musc.* (34-32). *min/musc.* (f.c.4). **2** — *min/musc.* (34-32). **3** — *mattheyi.* **4** — *mattheyi.* **5** — *mattheyi. min/musc.* (34-32). **6** — *min/musc.* (34-32). **7** — *haussa* (34-32). **8** — *setulosus.* **9** — *setulosus.* **10** — *setulosus.* **11** — *setulosus. min/musc.* (34-31). **12** — *setulosus. min/musc.* (32-25). min/musc. (*f.c.* 10, 20-18). *oubanguii.* **13**. — *setulosus. min/musc.* (24-20). *oubanguii.* **14** — *goundae.* (19-16). **15** — *bufo. min/musc.* (*f.c.*1). *triton f.c.*1 **16** — *bellus. triton f.c.*2. **17** — *triton f.c.*2. **18** — *min/musc. f.c.*3. **19** — *min/musc.* (34). **20** — *min/musc.* (34). *min/musc.* (18). **21** — *indutus.* **22** — *indutus. min/min.* (18, 19). **23** — *min/min.* (18). **24** — *min/musc.* (*f.c.*5, 34). *min/musc.* (f.c. 6, 18). **25** — *min/musc.* (*f.c.*5, 34). *min/musc.* (*f.c.* 6, 18).

CHALINE, étudiant l'évolution des *Microtinae* au cours du Quaternaire, remarque qu'une série de populations en France, Italie, Hongrie, Roumanie, Ukraine, Tchécoslovaquie et Pologne évoluent au même moment de la même façon: les fossiles d'*Allophaiomys* du Pléistocène inférieur montrent une certaine variabilité dans la longueur de M_1 inférieure, de 2,2 à 2,8 mm, avec un mode de

2,5. Plus tard la courbe devient bimodale et scinde donc la population primitive en deux fractions, début d'une cladogénèse succédant à l'anagénèse primitive. Chacune de ces deux branches se ramifie ultérieurement (Pleistocène moyen) pour aboutir aux genres actuels de *Microtinae*.

Tout se passerait donc comme si, au cours d'une phase préparatoire, le caryotype accumulait un grand nombre de potentialités évolutives sous forme de mutations géniques dont l'action serait à l'origine de nouveautés, reliées entre elles par le *N.F.* ou le nombre 2N dans le cas d'une évolution robertsonienne, parfois si différentes du type primitif que les mécanismes responsables de leur différentiation échappent à notre compréhension. Cette notion d'une phase préparatoire correspond en somme à l'Anagénèse de CHALINE, aux vues de WHITE (1959) ou à la « révolution génétique » de MAYR (1963).

2. La seconde observation a trait à la présence, au sein du complexe *PR/TR*, de populations que caractérisent des formules chromosomiques originales. Les mutations à l'origine de ces caryotypes particuliers affectent aussi bien des Leggadas *PR* que *TR*: en Côte d'Ivoire, *M. haussa (PR)* est dotée de 34 chromosomes, certains individus présentant une fusion centrique autosomique à l'état homo- ou hétérozygote; en Angola, *M. f.c.5 (PR)* montre une fusion du même type.

Parmi les *TR*, les dérivations relèvent de processus plus variés que les seules fusions centriques auxquelles s'ajoutent des translocations répétées et des inversions, d'où diminution du nombre de chromosomes et du *N.F.*; les chromosomes sexuels sont également modifiés (fig. 77). En République Centrafricaine, le cas de *M. oubanguii* pose un problème: ces *Mus* que nous avons fait dériver des *minutoides/musculoides* à 28 chromosomes, s'en sont-ils isolés à la suite de la modification des chromosomes sexuels pour subir ensuite des inversions péricentriques ou bien inversément, les inversions péricentriques ont-elles entraîné l'isolement de cette population ?

Les chromosomes sexuels de *M. goundae* ressemblent à ceux de *M. oubanguii* et comme eux diffèrent du type classique.

M. bellus est caractérisé par un **X** *mc* et un **Y** *ac* tout deux de grande taille.

M. m. minutoides du Cap apparaît comme le terme extrême de la série robertsonienne *minutoides/musculoides* à laquelle son *N.F.* de 36 et son **X** *TR* la rattachent étroitement. L'acrocentrie de l'**Y** est probablement secondaire et résulterait d'une délétion partielle d'un bras.

M. triton est morphologiquement assez distinct des Leggadas que nous venons de passer en revue pour qu'ELLERMANN (1941) l'ait placé en compagnie de *M. bufo* dans un groupe particulier. Au point de vue chromosomique, son **X** *sm* est caractéristique, l'**Y** étant *ac*. Si nous acceptons la conception d'ELLERMANN, nous pouvons envisager une dérivation directe *bufo (PR)* — *triton (TR)* comme le montrent les figures 68 et 70.

Nous pouvons donc conclure de la diversité morphologique des chromosomes sexuels *TR* que le passage de *PR* à *TR* s'est vraisemblablement effectué de manière indépendante dans plusieurs lignées.

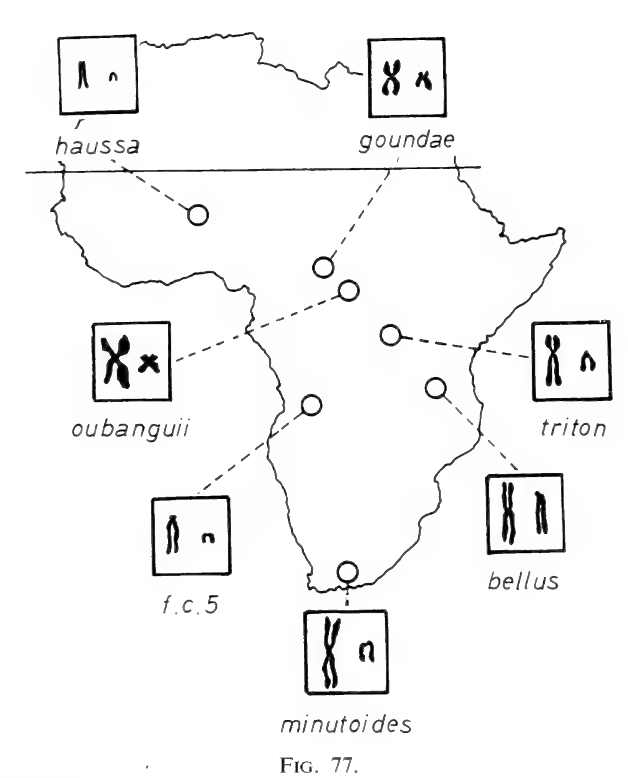


FIG. 77.

Morphologie comparée de l'X et de l'Y. Variantes des types *PR* et *TR*. L'X et l'Y ont été dessinés à partir de caryogrammes où la longueur totale des chromosomes a été ramenée à 1.000. Leurs dimensions relatives sont donc respectées.

B. Eventail robertsonien et répartition des divers caryotypes

Après avoir décrit les deux termes extrêmes de la série robertsonienne *minutoides/musculoides*, soit le type à 2N = 34 — tous les autosomes *ac* — et le type à 2N = 18 — tous les autosomes *mc* — de même que quelques formules intermédiaires à 33, 32, 31 et 22 chromosomes, MATTHEY (1963-1966) supposa que toutes les formules chromosomiques comprises entre 34 et 18 pouvaient exister. Confirmant cette prévision, il m'a été possible de combler les hiatus et de reconstituer dans son intégralité l'« éventail robertsonien » (fig. 78).

La figure 79 montre que, dans chaque station, ne s'ouvre qu'un secteur étroit de l'éventail contenant au maximum huit caryotypes. Dans l'exposé qui va

suivre, je m'attacherai à passer en revue les formes appartenant typiquement à l'éventail robertsonien. C'est dire que je laisse de côté les caryotypes exceptionnels déjà discutés: à Ippy, les individus avec *I.P.* et les ♂♂ **X/Y** *ac* ou $\mathbf{X/Y_1Y_2}$, cette

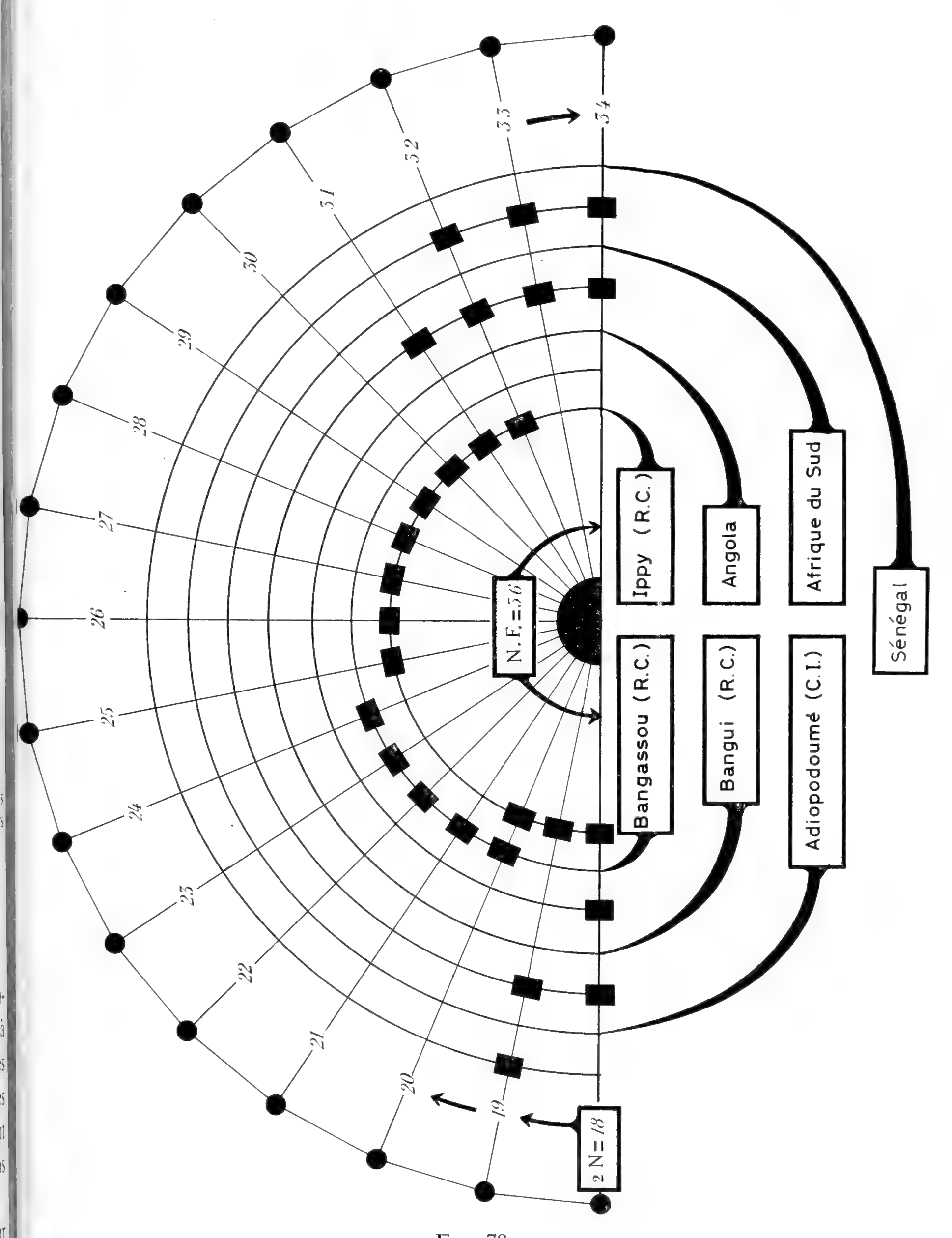


FIG. 78.
L'« éventail robertsonien » (complété, d'après MATTHEY, 1970).

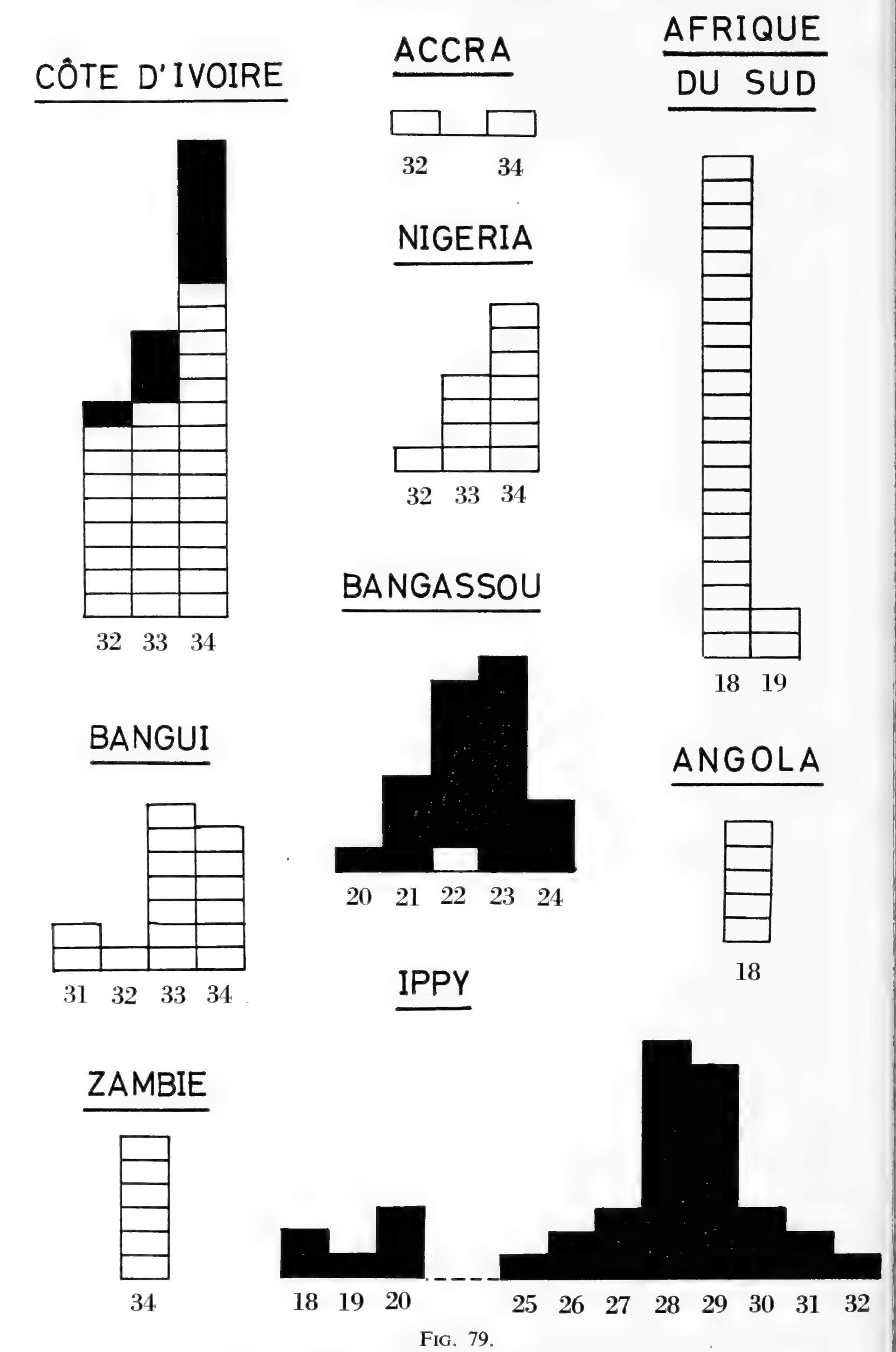


Fig. 79.

Provenance et formules chromosomiques des Leggadas étudiées: en noir par Jotterand, en blanc par Matthey. Chaque individu est représenté par un rectangle.

dernière formule se retrouvant au Sénégal; en Afrique du Sud, *M. m. minutoides* où l'acrocentrie de l'**Y** est constante.

En somme, c'est essentiellement chez les ♀♀ que l'évolution robertsonienne se manifeste sous un aspect schématique.

Revenant à la figure 79, nous trouvons en Côte d'Ivoire, au Nigéria et à Accra des *M. minutoides/musculoides* à 34, 33 ou 32 chromosomes. Du Ghana deux individus seulement ont fait l'objet d'un examen caryologique (Matthey, 1966), l'un à 32, l'autre à 34 chromosomes, l'existence d'hybrides à 33 n'étant donc pas douteuse. Nous déplaçant vers l'Est, Bangui nous montre, outre les formules précédentes, des Leggadas à 31 et, si nous procédons toujours dans la même direction, Ippy à 390 km de Bangui abrite un système polymorphe dont les individus comptent de 25 à 32 chromosomes. 220 km au Sud-Est d'Ippy et à 500 km de Bangui, le secteur robertsonien de Bangassou a ses limites comprises entre 24 et 20.

Nous sommes enclins à considérer comme un ensemble toutes ces populations comprises dans une bande latitudinale étroite et à en exclure la population probablement monomorphe (2N=34) de Zambie, géographiquement très éloignée.

Outre la diminution des nombres diploïdes en direction Ouest-Est, la fréquence des divers caryotypes dans les quatre populations offre un intérêt particulier (fig. 80).

A Adiopodoumé et à Bangui, les formes à nombre chromosomique égal ou proche de 34, maximum possible chez les *Mus TR*, représentent le 47,8% des cas, 2N=33 le 32,4% ,2N=32 le 16,9% et 2N=31 le 2,8%. Dans ces deux stations, la courbe de variation observée est régulièrement décroissante. Son aspect devient bien différent pour les populations d'Ippy et de Bangassou, où, de part et d'autre d'une fréquence modale, deux branches, assez symétriques, évoquent l'idée d'une distribution normale que confirmeraient peut-être des échantillons plus riches. A Ippy 2N=29 caractérise le 29% des individus; 2N=28 le 32,5%. Les formules à 30 et 27 chromosomes sont encore relativement fréquentes (9,6%). 2N=31 et 2N=26 apparaissent dans le 6,4% des cas; 2N=32 et 2N=25 dans le 3,2%.

La symétrie de la courbe pour les *Mus* de Bangassou est moins marquée que pour ceux d'Ippy. Néanmoins le 32% des Leggadas ont 22, le 36% 23 chromosomes: 2N=24, 2N=21, et 2N=20 constituent le 12%, le 16% et le 4% de l'effectif.

En appliquant à l'analyse de nos échantillons le test de Wilcoxon (cf. Tables scientifiques Geigy), nous constatons qu'il n'y a pas de différence significative entre les populations d'Adiopodoumé et de Bangui mais bien entre ces dernières et celle d'Ippy, de même qu'entre celles d'Ippy et de Bangassou. Nous avons en effet:

Comparaison Bangui ($N_1=16$) avec Ippy ($N_2=31$). $T_1=140{,}5$. inférieur à $T_d=309$. L'échantillon est significatif.

Comparaison Bangassou ($N_1=25$) avec Ippy ($N_2=31$). $T_1=1100$. T_1 est supérieur à $T_g=814$. L'échantillon est significatif.

Nous avons vu l'allure — deux branches de part et d'autre d'un pic — que présentaient les courbes de répartition des nombres diploïdes. Leur interprétation

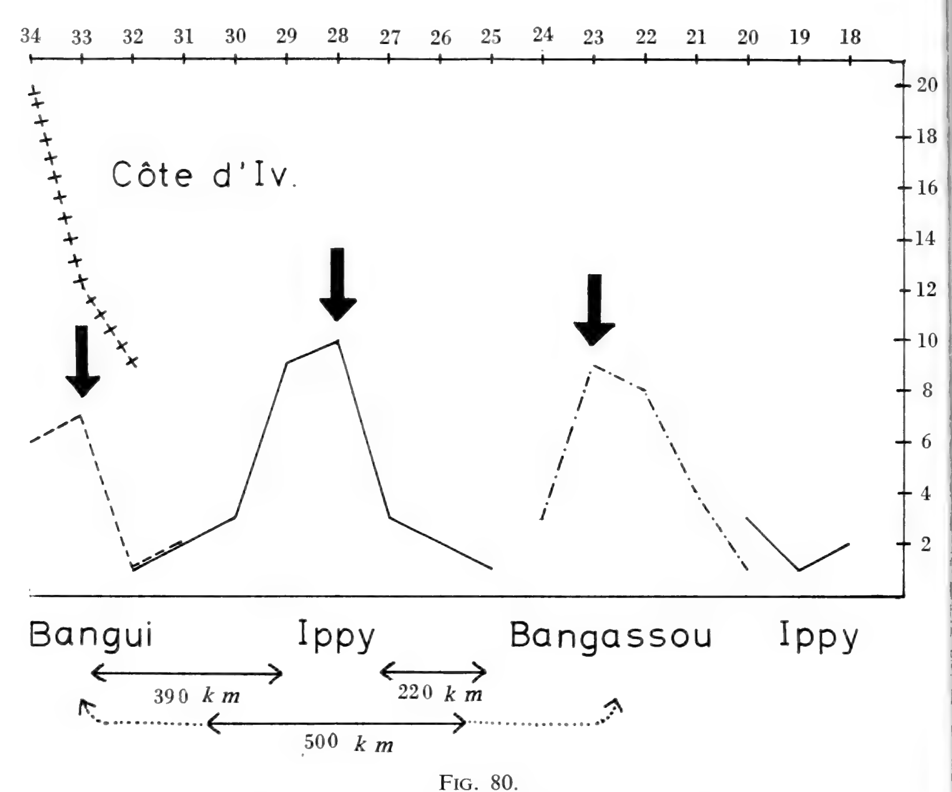


FIG. 80.

Les Leggadas de Côte d'Ivoire et de République Centrafricaine: fréquences des divers caryotypes.

peut, dans une certaine mesure, s'inspirer d'un travail de GROPP (1970): cet auteur a étudié la spermatogénèse des hybrides de F_1 (2N=33) résultant du croisement de *M. musculus* (2N=40) et de *M. poschiavinus* (2N=26). L'analyse des métaphases II montre que plus du 50% de celles-ci avortent ce qui peut être causé par la disjonction irrégulière des trivalents (deux *AC* de *M. musculus* associées à un *MC* de *M. poschiavinus*) lors de l'anaphase I. Ce cas pourrait être celui de *M. minutoides/musculoides* où un nombre de trivalents supérieur à trois ou quatre ne serait pas compatible avec une méiose équilibrée; de là des bandes de valeurs diploïdes étroites dans chacune des stations.

Alors que nos recherches étaient presque terminées et que les observations faites tendaient à montrer qu'en allant d'est en ouest les nombres diploïdes crois-

saient jusqu'à atteindre les valeurs considérées comme primitives (*PR*: 36, *TR*: 34). nous avons reçu du Sénégal quatre individus dont trois *M. mattheyi* à 36 chromosomes et un mâle de *minutoides/musculoides* doté de 19 chromosomes (fig. 76), avec chromosomes sexuels du type X/Y_1Y_2. Cet individu est en tous points identique au ♂ 261/4 originaire d'Ippy. Cette similitude est très remarquable: les deux exemplaires d'Ippy et de Damentan (Sénégal), jalonnent-ils les limites orientale et occidentale de l'aire d'une forme particulière, ou bien la même mutation s'est-elle produite indépendamment en deux lieux distants d'environ 3800 km ?

C. Le polymorphisme chromosomique, étape dans la spéciation

Un problème non résolu retient notre attention: alors que, dans telles familles d'Euthériens, celle des *Felidae* par exemple où toutes les espèces ont 38 ou 36 chromosomes, les *Muridae* présentent, dans la grande majorité des genres, des espèces ayant des nombres diploïdes différents, souvent très différents. Le cas des *Felidae* nous inclinerait à penser que les grandes mutations chromosomiques n'ont pas d'importance évolutive, celui des *Muridae* qu'elles en ont une considérable. La solution de cette contradiction me semble apparaître si nous admettons que ces grandes mutations ne contribuent pas uniquement à des mécanismes d'isolement effectifs au cours de la méiose (Gropp, 1970) mais qu'un polymorphisme chromosomique étendu est l'indicateur visible d'un état d'instabilité correspondant à la « révolution génétique » de Mayr (1963). Notre hypothèse est donc celle-ci: mutations chromosomiques et géniques sont des effets de mêmes causes communes dont la nature exacte nous échappe, un taux élevé de mutations chromosomiques trahissant un taux élevé de mutations géniques. A la lumière de cette hypothèse, les étapes de la spéciation peuvent être décrites de la manière suivante.

La première étape consiste en l'isolement, à partir d'une grande population, de quelques individus porteurs d'un stock appauvri d'allèles. Ces émigrants, colonisant un territoire nouveau, deviennent les fondateurs d'une nouvelle population ayant perdu plus ou moins complètement par interruption du « gene-flow » ses relations génétiques avec son foyer d'origine (isolement géographique).

Au cours de la seconde étape, les conditions écologiques étant favorables, la reproduction est abondante et s'accompagne de nombreuses mutations géniques et chromosomiques. Ces dernières sont de deux types: les unes autosomiques n'ayant pas les mêmes conséquences immédiates que celles impliquant les hétérochromosomes lesquelles peuvent être à l'origine d'un isolement sexuel des mutés, condition initiale d'une spéciation sympatrique.

La troisième étape est marquée par l'augmentation massive du nombre d'individus ce qui entraîne une expansion de la population au-delà de ses limites

primitives et l'émigration de sujets en des lieux nouveaux. Les conditions écologiques propres à chaque loge créent une pression de sélection qui oriente la répartition des individus et fragmente le complexe initial en plusieurs systèmes polymorphes ne contenant chacun qu'une bande étroite de nombres diploïdes, une fréquence maximum caractérisant l'un d'entre eux.

A la quatrième étape, se reproduit le phénomène observé lors de la première, soit un isolement géographique séparant la population issue des fondateurs de celles ayant colonisé les niches périphériques au cours de la troisième étape. Le « gene flow » qui s'écoulait du centre vers la périphérie tarit et les contacts se raréfient entre les divers isolats.

La cinquième étape voit disparaître les dernières relations génétiques entre les diverses populations qui évoluent désormais de manière indépendante. Dans chacune d'entre elles, un nombre diploïde, probablement le plus représenté au stade 3, est seul à subsister. Cependant, la différenciation morphologique n'est pas encore assez accusée pour qu'on puisse distinguer les uns des autres des individus des diverses populations. L'isolement reproductif peut ne pas être complet comme l'atteste parfois l'existence de zônes d'hybridation.

Un isolement sexuel entre porteurs de caryotypes différents caractérise la sixième étape. Ils présentent en outre des particularités morphologiques suffisamment accentuées pour qu'on puisse parler de sous-espèces.

Finalement, et c'est le septième stade, nous avons affaire à des espèces distinctes, morphologiquement reconnaissables et sexuellement isolées les unes des autres, mais encore suffisamment proches pour justifier leur appartenance à un même genre. Les territoires de deux ou plusieurs de ces espèces peuvent, si les obstacles géographiques ont disparu, se recouvrir sans qu'il y ait d'hybridation.

Après avoir tenté de proposer un modèle avec toute la schématisation et la simplification qu'implique une telle démarche, confrontons-le avec quatre cas réels: 1) celui de *M. minutoides/musculoides*; 2) celui des *Spalax* de Palestine Wahrman *et coll.*, 1969); 3) celui des *Spermophilus* (= *Citellus*) holarctiques (Nadler, 1969; Vorontsov et al., 1969); 4) enfin, des *Ellobius* (Matthey, 1953; Vorontsov et al., 1969), chacun d'entre eux illustrant une de nos étapes.

1. Dans chaque population en voie d'isolement plusieurs formules chromosomiques coexistent (*N.F.* constant), ce qui correspond à la quatrième étape de notre modèle.

2. Les *Spalax* présentent un état de différenciation un peu plus avancé (cinquième étape); il ne subsiste qu'un seul nombre diploïde par population; l'isolement reproductif existe en général avec l'exception de quelques bandes hybrides. Il n'y a pas de différences morphologiques appréciables.

3. Le cas de *Spermophilus* illustre un stade intermédiaire entre celui des *Spalax* et celui des *Ellobius*. La situation est complexe, Vorontsov et Nadler

ayant des idées quelque peu différentes sur l'évolution du groupe. Sans méconnaître l'intérêt des travaux de VORONTSOV qui portent aussi bien sur les formes paléarctiques que néarctiques, je me limiterai à l'examen de ces dernières (NADLER) comme étant suffisamment démonstratif.

Les *Spermophilus* nord-américains ayant dépassé le stade de polymorphisme initial constituent plusieurs populations que leur niveau de différenciation plus ou moins élevé permet de répartir en quatre catégories:

a. sous-espèces dotées chacune d'une formule chromosomique particulière mais difficiles à distinguer morphologiquement. A situer entre la cinquième et la sixième de nos étapes. L'isolement sexuel semble complet. Il s'agit de *S. r. richardsoni* de *S. richardsoni elegans.*

b. Sous-espèces différant à la fois par leurs caryotypes et par des caractères morphologiques encore peu tranchés. *S. t. townsendi, S. townsendi vigilis* et *S. townsendi mollis* ont atteint la sixième étape.

c. Espèces morphologiquement bien caractérisées. Leurs caryotypes sont différents, souvent de même *N.F.* Cette septième étape est illustrée par *S. columbianus* et *S. beldingi.*

d. Espéces qui, bien que systématiquement bien distinctes, ont le même caryotype: *S. richardsoni* (deux sous-espèces) et *S. undulatus.* C'est une modalité de la septième étape qui n'est pas sans rappeler le cas des *Felidae.*

4. Le cas des *Ellobius* a été choisi comme représentatif de celui de nombreux genres associant de multiples espèces.

Alors que dans la plupart des populations de Leggadas se déploie un secteur plus ou moins large de l'« éventail robertsonien », chez les *Spalax*, ce secteur se rétrécit: un seul « rayon » subsiste, dernier vestige du polymorphisme primitif. Revenant aux *Ellobius*, nous voyons des espèces taxonomiquement bien définies présenter les nombres diploïdes, 54, 52, 36 et 17, cette dernière valeur se rapportant au cas très exceptionnel d'*Ellobius lutescens* où le *N.F.* est de 34 alors qu'il est de 56 pour les autres espèces, cette relation robertsonienne attestant une origine commune.

* * *

L'ensemble de ces observations permet de résumer l'évolution d'un groupe de la manière suivante: à une phase de polymorphisme initial (WALLACE, 1959) que nous supposons liée à la « révolution génétique » succède un stade d'appauvrissement, puis, par les étapes sus-mentionnées, l'établissement d'une formule diploïde unique caractéristique d'une espèce que des mutations géniques ultérieures rendront taxonomiquement reconnaissables.

Enfin, nous avons déjà rappelé le cas de la famille des *Felidae* où règne une grande homogénéité caryotypique (2N=38, rarement 36). Celle-ci pourrait-elle résulter d'une phase évolutive postérieure à l'établissement d'une formule spécifique unique de haute valeur sélective, la multiplication ultérieure des espèces étant due uniquement à des mutations géniques ? L'absence d'isolement sexuel complet attestée par l'existence d'hybrides interspécifiques obtenus en captivité (♂♂ stériles, ♀♀ fécondes) manifeste encore l'étroite parenté qui unit les divers *Felidae* dont nous surestimons peut-être, dans certains cas, l'importance taxonomique des caractères phénotypiques.

DEUXIÈME PARTIE

Analyse autoradiographique

1. MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Animaux utilisés: *M. setulosus*, un ♂ et une ♀; *M.minutoides/musculoides*, un ♂ et une ♀.

Technique: des fragments prélevés dans la partie antérieure de la cage thoracique sont à l'origine des cultures de fibroblastes établies selon la méthode de Hsu et Kellogg (1960). Lorsque les cultures secondaires sont suffisamment riches, elles sont trypsinisées (0,1 ml trypsine à 0,2 % par ml du mileu de culture, Basal Medium Eagle) puis les cellules sont introduites dans un tube de Leighton contenant un porte-objet; sur celui-ci, elles s'étalent et prolifèrent. On ajoute la thymidine tritiée à raison de 7,5 μC/tube ($H^3 TdR$, activité spécifique 1,9 C/mM, Schwarz) puis, après une à deux heures, la Colcémide (0,1 μg/ml de milieu de culture). Trois heures plus tard le traitement hypotonique (NaCl, 0,17 %) est prolongé durant 20 minutes. Le mélange méthanol/acide acétique 3/1 sert à la fixation. Les préparations séchées à l'air sont colorées à l'acéto-orcéine, déhydratées et montées à l'Euparal.

Il m'a été possible de localiser environ 80 cinèses par couvre-objet chez *M. setulosus* alors que chez *M. minutoides/musculoides* le chiffre de 30 n'est guère dépassé.

Les lamelles protectrices sont décollées à l'alcool absolu, les couvre-objets sont séchés et recouverts d'un stripping-film Kodak AR-10; les préparations demeurent pendant quatorze jours dans l'obscurité et à basse température.

Ce délai expiré, le film autoradiographique est développé par le révélateur Kodak D19b à 14° pendant 4 minutes; les préparations, colorées par une solution tamponnée de Giemsa sont montées à l'Euparal.

Les métaphases sont photographiées à un grossissement de 400 × avant et après la mise en place du film autoradiographique.

2. MUS SETULOSUS

A. Euchromatine et hétérochromatine

Femelle: il est possible de répartir les 36 chromosomes en trois groupes: le premier réunit six chromosomes de grande taille, tous hétérochromatiques, parmi lesquels nous pensons identifier les deux **X** par la nature euchromatique de leur extrémité distale. Dans le second groupe se trouvent six paires d'autosomes le long desquels alternent des segments eu- et hétérochromatiques. Restent enfin 18 éléments euchromatiques constituant le troisième groupe.

Mâle: on retrouve les trois groupes précédents: dans le premier, le petit **Y**, fortement hétérochromatique, se distingue aisément des autosomes de longueur comparable; l'**X** est doté, comme chez la femelle, d'une extrémité euchromatique. Les chromosomes des deux derniers groupes ne diffèrent pas de ceux de la femelle.

B. Chronologie de la synthèse

Pour chaque sexe, nous avons représenté (fig. 81) trois paires soit les hétérochromosomes — l'**X** se signalant par la nature euchromatique de son extrémité distale — puis un couple représentant les éléments complètement euchromatiques, un autre les éléments complètement hétérochromatiques. Je n'ai pas figuré les chromosomes où les deux types de chromatine alternent en segments qui se comportent respectivement comme dans les éléments des deux derniers groupes précités.

La phase *S* du cycle mitotique peut être divisée en six stades, les stades 1-6 de la femelle ne concordant pas rigoureusement avec les stades 1-6 relevés chez le mâle.

Femelle: *stade 1* — Les autosomes euchromatiques, de même que l'extrémité des deux **X**, incorporent le précurseur marqué.

Stade 2 — La duplication se poursuit le long des segments euchromatiques et s'étend aux autosomes hétérochromatiques.

Stade 3 — Le premier des deux **X** (**X** actif) se marque sur toute sa longueur alors que la portion hétérochromatique de l'**X** inactif est encore exempte de grains d'argent. Tous les autosomes sont marqués.

Stade 4 (fig. 81/4 et 82) — L'incorporation est encore intense au niveau des zônes hétérochromatiques des deux **X**, en déclin aux extrémités euchromatiques. La même différence s'observe entre autosomes eu- et hétérochromatiques.

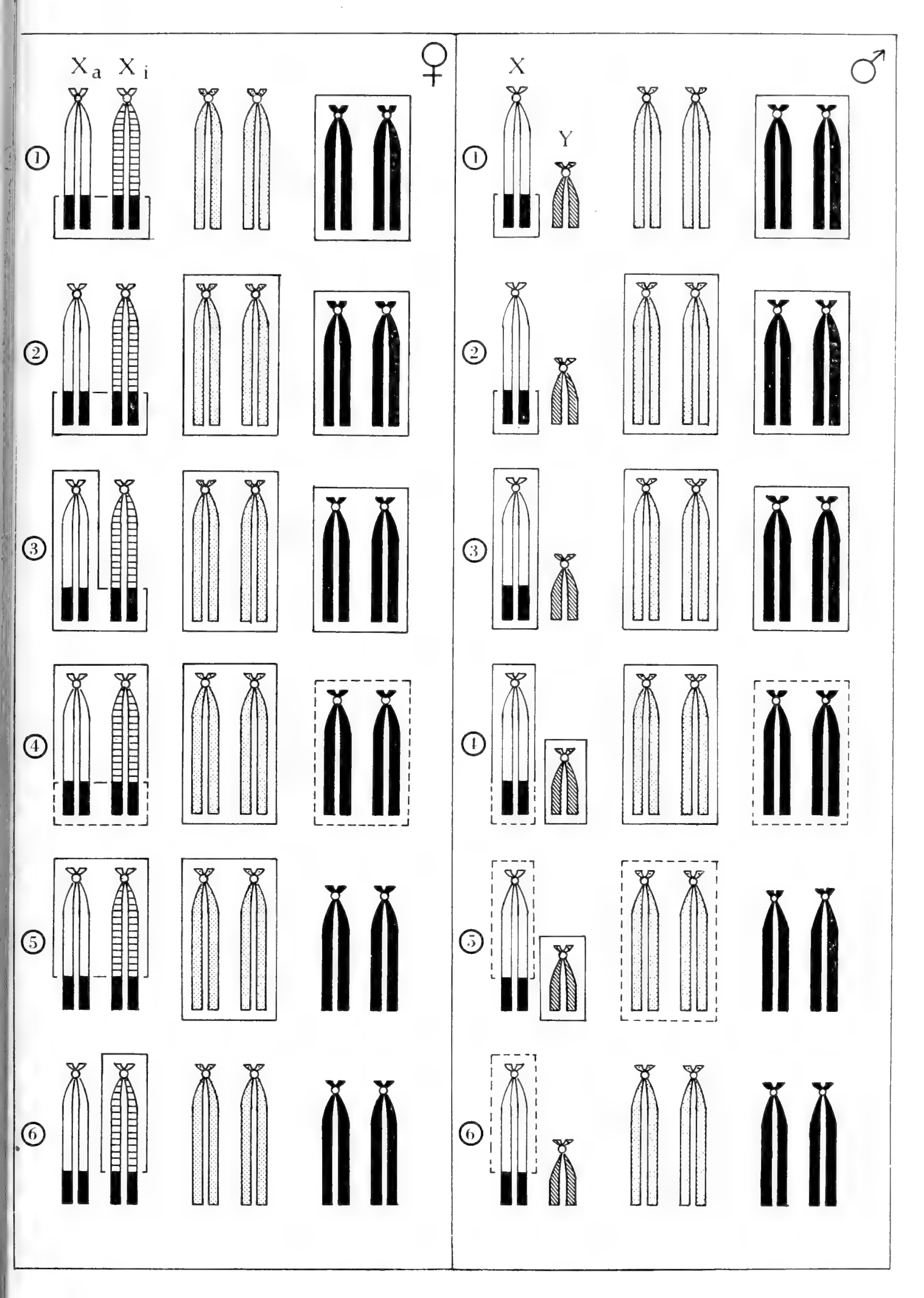


FIG. 81.

Schéma de la synthèse chez *M. setulosus*. Euchromatine en noir. Hétérochromatine: **X** actif en clair; **X** inactif, avec striation transversale; **Y** avec striation oblique. Un cadre continu symbolise un marquage intense, un cadre traitillé une synthèse en déclin.

Stade 5 (fig. 81/5 et 83) — L'activité se maintient pour l'hétérochromatine sexuelle et autosomique alors qu'elle cesse à l'extrémité des deux **X** et au niveau des éléments euchromatiques.

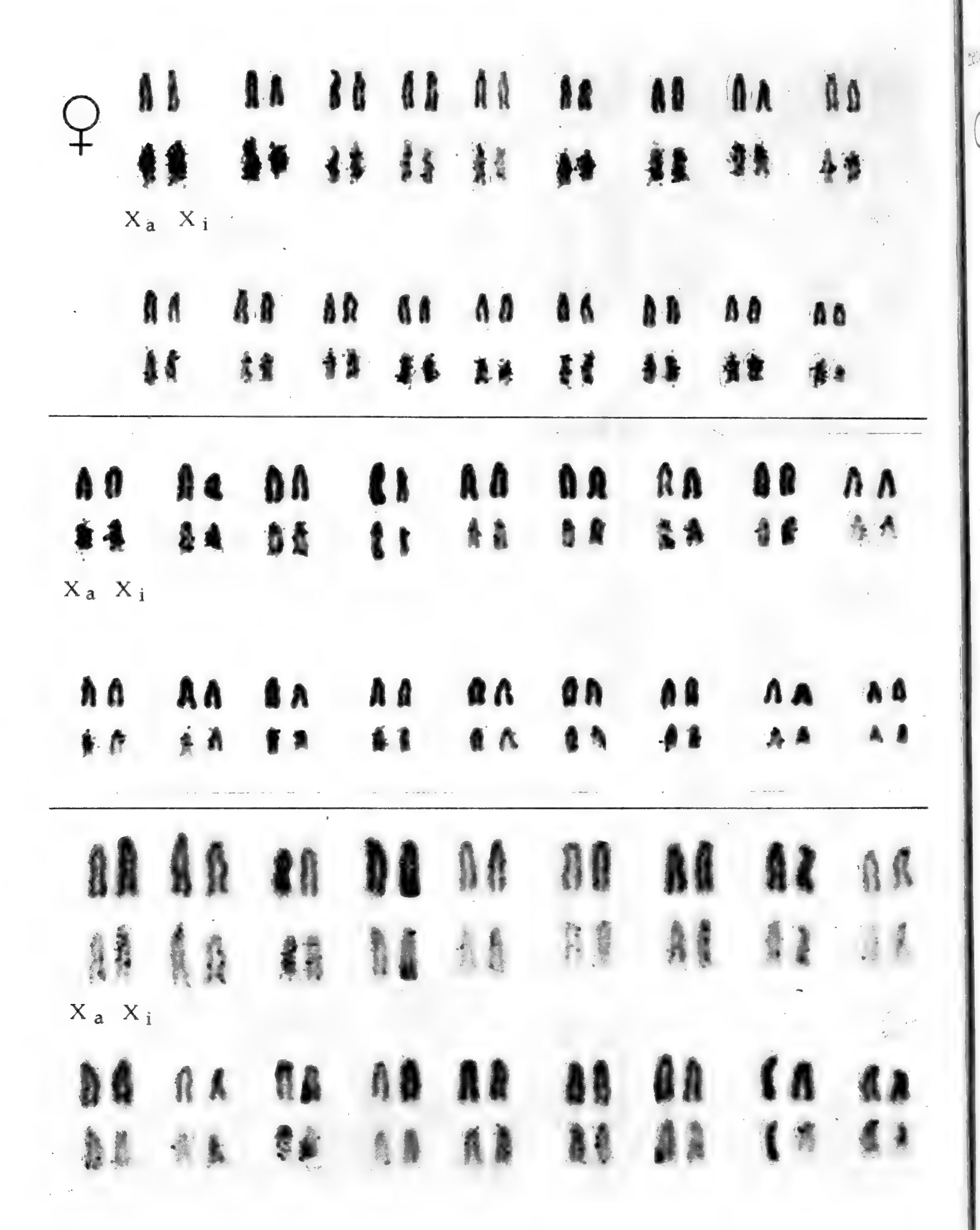


FIG. 82-84.

M. setulosus ♀: stades 4,5 et 6 de la synthèse.

Stade 6 (fig. 81/6 et 84) — A l'exception de l'**X** inactif dans sa partie hétérochromatique, tous les chromosomes ont terminé leur duplication.

Mâle : *stade 1* — L'euchromatine sexuelle et autosomique est marquée.

Stade 2 — Des éléments euchromatiques, la synthèse gagne les chromosomes hétérochromatiques.

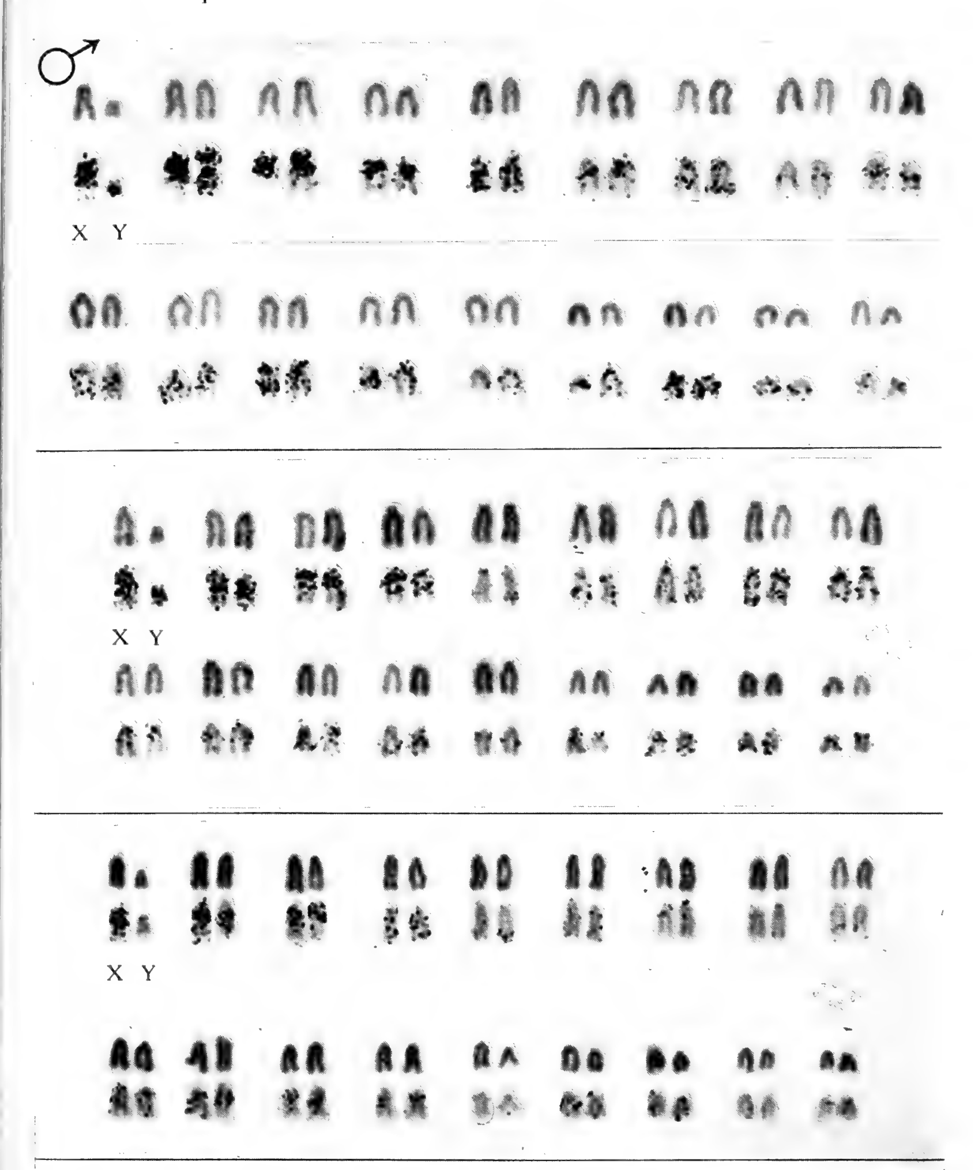


FIG. 85-87.

M. setulosus ♂ : stades 4,5, et 6 de la synthèse.

Stade 3 — A la seule exception de l'**Y**, tous les chromosomes y compris l'**X** sont marqués.

Stade 4 (fig. 81/4 et 85) — L'incorporation de thymidine est active au niveau de l'**Y** alors qu'elle diminue à l'extrémité de l'**X** et le long des autosomes euchromatiques.

Stade 5 (fig. 81/5 et 86) — L'hétérochromatine sexuelle et autosomique ne manifeste qu'une activité réduite. L'**Y** est fortement marqué, l'euchromatine ne l'est plus du tout.

Stade 6 (fig. 81/6 et 87) — L'**X**, dans sa partie hétérochromatique est le seul élément du caryotype qui montre encore une incorporation à son déclin.

C. Discussion

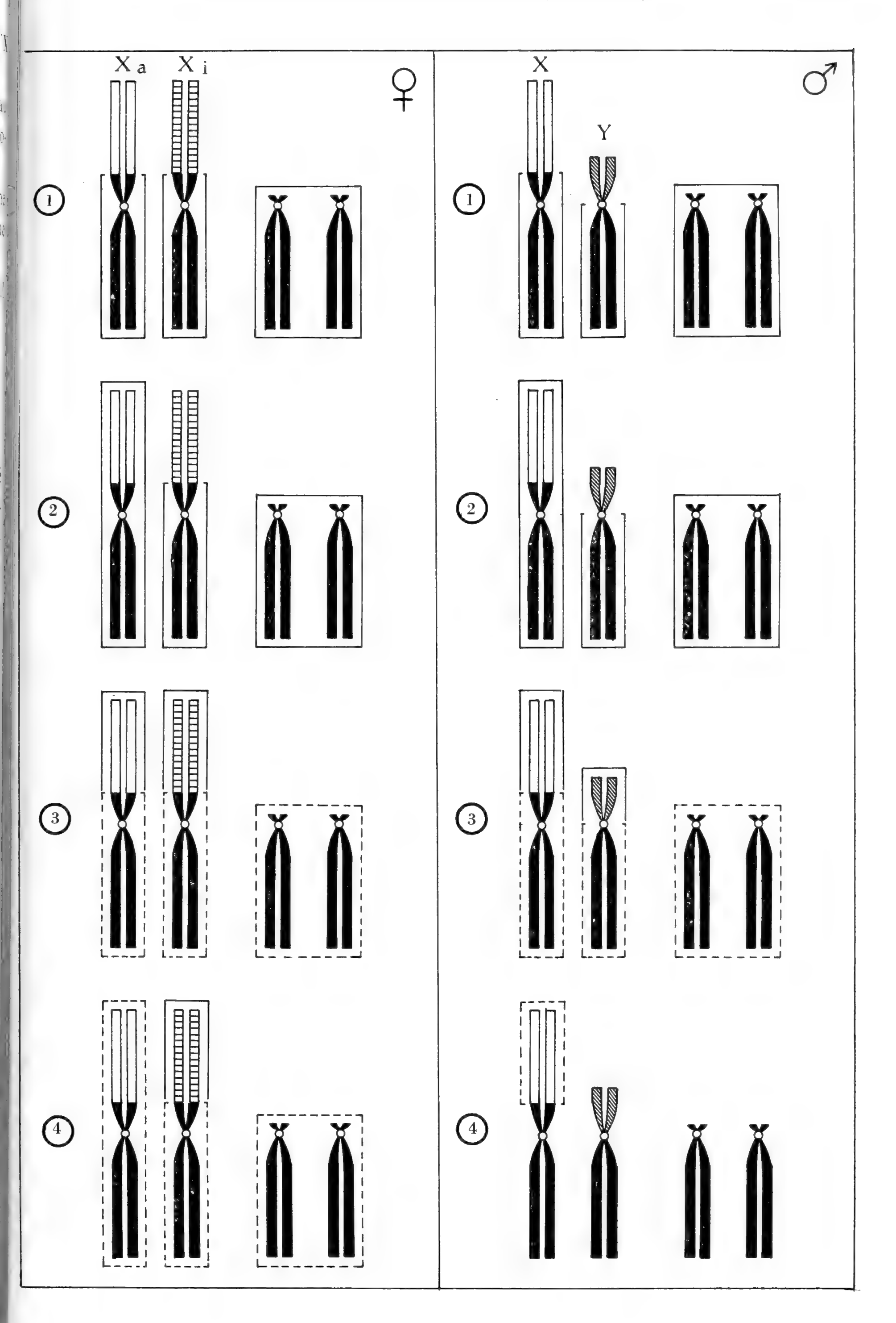
L'analyse autoradiographique montre que, à l'exception de l'extrémité distale de l'**X**, les chromosomes sexuels sont hétérochromatiques et « late replicating » au cours de la phase *S*. Chez la femelle, l'asynchronie, dans l'incorporation de thymidine que les deux **X** manifestent sur les 3/4 de leur longueur nous autorise à conclure à l'existence d'un **X** actif et d'un **X** inactif, ce dernier terminant sa duplication alors que toute activité de synthèse a cessé pour les autres éléments du caryotype. Chez le mâle, bien que l'**Y** commence à se charger du précurseur alors que l'**X** unique est déjà fortement marqué dans sa portion hétérochromatique, le dédoublement de l'**Y** est si rapide que sa synthèse s'achève avant celle de l'**X**.

Un tel comportement des chromosomes sexuels n'est pas sans rappeler ce qui se passe chez la plupart des Euthériens (Mittwoch, 1967) et plus particulièrement chez *Mus musculus*. En ce qui concerne les autosomes, la comparaison de la Souris domestique avec *M. setulosus* semble confirmer l'idée de la dérivation possible des Leggadas à partir de formes ancestrales dont *M. musculus* se rapprocherait le plus. Outre les régions hétérochromatiques allocycliques situées le long des autosomes (Schmid, 1967), le caryotype de la Souris montre de l'hétérochromatine, vraisemblablement constitutive, étroitement localisée de part et d'autre du centromère de chaque autosome. Cette localisation, relativement précise, ne se retrouve pas chez *M. setulosus* où, à l'exception de six grands éléments typiquement « late replicating » parmi lesquels les chromosomes sexuels, nous avons affaire à des chromosomes présentant une alternance irrégulière des zônes eu- et

---

Fig. 88.

Schéma de la synthèse chez *M. minutoides/musculoides*. Euchromatine en noir. Hétérochromatine: **X** actif en clair; **X** inactif avec striation transversale; **Y** avec striation oblique. Un cadre continu symbolise un marquage intense, un cadre traitillé une synthèse en déclin.


Xa
Xi
♀
X
Y
♂
1
2
3
4
1
2
3
4

hétérochromatiques. Cette répartition pourrait alors résulter des nombreux remaniements évoqués plus haut pour rendre compte du passage de 2N=40 *(M. musculus)* à 2N=36 *(M. setulosus)*.

3. *MUS MINUTOIDES/MUSCULOIDES*

A. Euchromatine et hétérochromatine

Femelle: il s'agit d'une Leggada à 34 chromosomes dont les fibroblastes au cours de la culture ont évolué pour donner naissance à deux lignées cellulaires distinctes, l'une **X/X**, type normal, l'autre **X**/$\mathbf{X}_d$, type avec délétion partielle du bras court.

Mâle: 2N=34, **X/Y**.

Dans les deux sexes, les autosomes sont complètement euchromatiques; les hétérochromosomes présentent une région euchromatique et une région hétérochromatique, cette dernière représentant le 75% de la longueur de l'un des bras de l'**X** et la totalité du bras court de l'**Y** (fig. 88).

B. Chronologie de la synthese

Nous distinguons quatre stades pour chacun des deux sexes.

Femelle: *stade 1* (fig. 88/1). Tous les chromosomes, à la seule exception de la portion hétérochromatique des deux **X**, montrent une synthèse active.

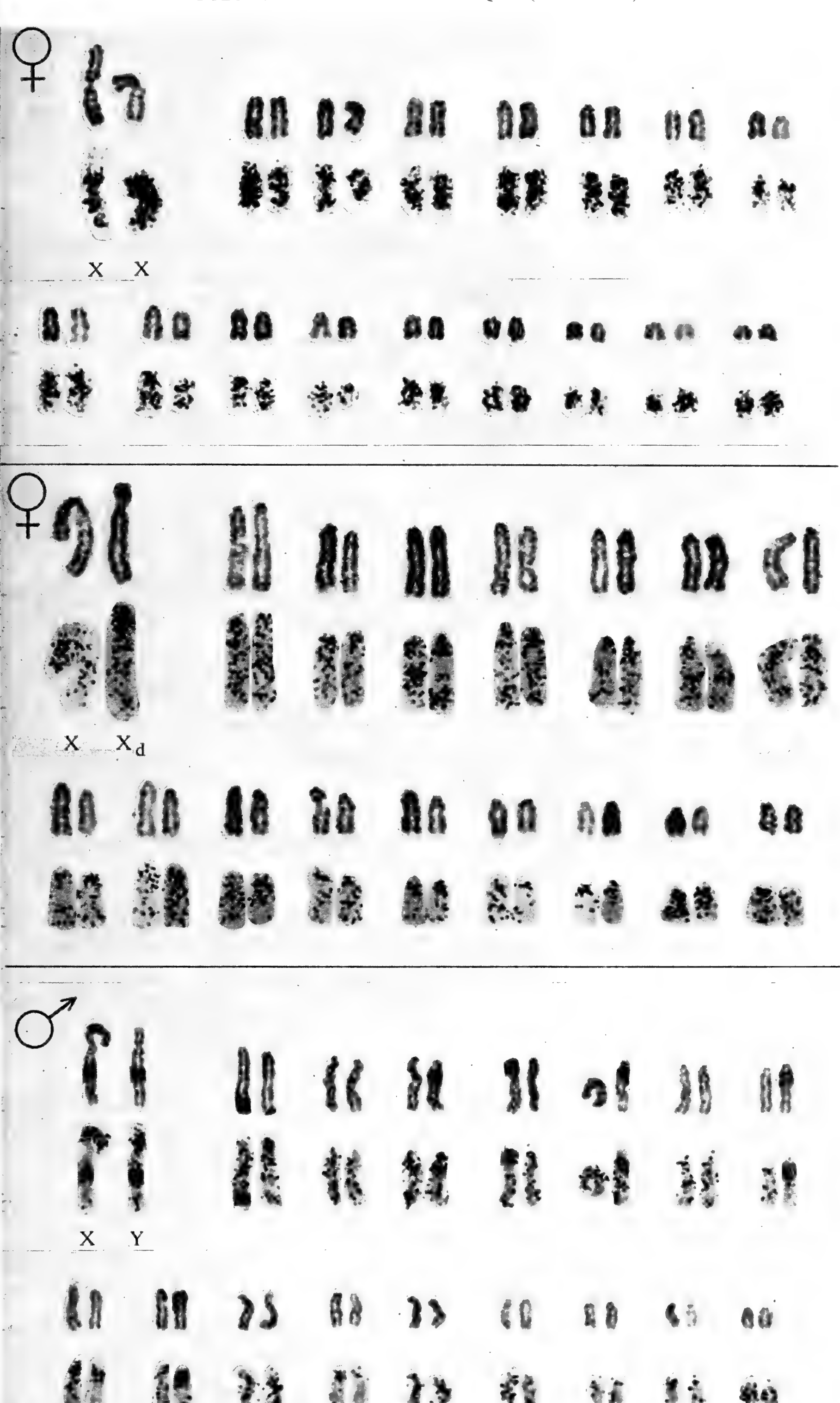
Stade 2 (fig. 88/2) — L'incorporation se poursuit au niveau de l'euchromatine et gagne la région hétérochromatique de l'**X** actif.

Stade 3 (fig. 88/3) — Tous les chromosomes sont marqués. Les processus de synthèse se terminent dans l'euchromatine, ce qu'atteste la faible densité des grains d'argent, alors que les **X** révèlent un marquage compact de leurs zônes hétérochromatiques.

Stade 4 (fig. 88/4 et 89) — L'incorporation de thymidine est presque terminée pour l'euchromatine de tous les autosomes et des chromosomes sexuels. Il en est de même pour l'hétérochromatine de l'$\mathbf{X}_a$ cependant que celle de l'$\mathbf{X}_i$ témoigne encore d'une synthèse active.

Fig. 89-91.

M. minutoides/musculoides. Fig. 89 — Stade 4 de la synthèse. ♀: métaphase avec **X** normaux.
Fig. 90 — Stade 4, un peu postérieur au précédent. ♀: métaphase avec **X**/$\mathbf{X}_d$.
Fig. 91 — ♂, stade 3.


♀
X X
♀
X Xd
♂
X Y

Pour compléter la documentation, j'ajoute encore une cinèse **X**/$\mathbf{X}_d$ au même stade 4 (fig. 90).

Mâle: *stade 1* (fig. 88/1) — A part l'hétérochromatine de l'**X** et le bras court de l'**Y**, le marquage des chromosomes est général.

Stade 2 (fig. 88/2) — La charge en grains d'argent s'observe partout, sauf sur le *BC* de l'**Y**.

Stade 3 (fig. 88/3 et 91) — La synthèse est encore intense au niveau de la portion hétérochromatique de l'**X** et du *BC* de l'**Y**, en déclin pour toutes les zônes euchromatiques.

Stade 4 (fig. 88/4) — Seul, le bras hétérochromatique de l'**X** révèle quelques grains d'argent.

C. Discussion

A l'encontre de ce qui s'observe chez la plupart des Mammifères où les chromosomes sexuels sont complètement hétérochromatiques, l'**X** et l'**Y** de *M. minutoides/musculoides* présentent une portion euchromatique et une portion hétérochromatique. L'un des bras de l'**X** est entièrement euchromatique, l'autre ne l'est que sur le quart proximal de sa longueur. Quant à l'**Y**, son *BL* est euchromatique, son *BC* totalement hétérochromatique. Si l'euchromatine des chromosomes sexuels effectue sa synthèse en même temps que celle des autosomes, les fractions hétérochromatiques réalisent ce processus avec un certain retard dont l'importance varie avec le sexe considéré.

Comme il est de règle pour les femelles de Mammifères, *M. setulosus* singulièrement, chez *M. minutoides/musculoides*, il y a un retard dans la synthèse de l'hétérochromatine de son $\mathbf{X}_i$ par rapport à son $\mathbf{X}_a$. Au début de la phase *S* du cycle cellulaire, les autosomes et l'euchromatine sexuelle incorporent la thymidine alors que l'hétérochromatine des deux **X** ne le fait pas encore. Puis la situation va s'inverser: la synthèse est presque terminée au niveau de l'euchromatine alors que l'hétérochromatine de l'**X** actif se marque intensément; après quoi c'est l'**X** inactif qui se charge du marqueur.

Chez le mâle, le déroulement de la synthèse ne suit pas exactement le même chemin: si le DNA euchromatique de l'**X** et de l'**Y** se duplique en même temps que celui des autosomes, l'hétérochromatine se marquant un peu plus tard au cours de la phase *S*, le *BC* de l'**Y** présente une période d'incorporation de très courte durée, soit entre le début et la fin de la synthèse intéressant la portion hétérochromatique de l'**X**.

En conclusion, nous pouvons dire que la dualité structurale des hétérochromosomes ainsi que la marche de leur synthèse confirment l'hypothèse de Matthey (1963) selon laquelle les chromosomes sexuels dibrachiaux de *M. minutoides/*

musculoides résultent de la translocation de l'**X** et de l'**Y** primitifs sur les éléments homologues d'une paire autosomique.

D. Délétion partielle d'un X (♀ X/X_d)

Rappelons que dans les cultures de fibroblastes dérivées de la femelle *minutoides/musculoides* la moitié environ des métaphases révèle deux **X** *mc* normaux alors que l'autre moitié d'entre elles présente un **X** normal et un X_d (délétion partielle des 3/4 distaux d'un bras). L'analyse autoradiographique montre que l'**X** muté correspond toujours à l'**X** inactif.

La question qui se pose est la suivante: la délétion est-elle un effet de l'inactivation de l'un des **X** ou, inversément, serait-ce la délétion qui entraîne l'inactivation ? La première possibilité semble la plus probable puisque, pour un chromosome inactivé, la perte d'un segment peut ne pas avoir de conséquences génétiques.

Il est curieux de noter que des femelles X/X_d ne sont pas rares dans les populations de Côte d'Ivoire et de République Centrafricaine: sur 46 ♀♀ de ces stations onze présentaient la mutation, Mais la coexistence des deux types de formules n'a jamais été relevée chez le même individu contrairement à ce que nous ont montré les cultures.

Si les femelles X/X_d sont parfaitement viables, il faut admettre le caractère létal de cette mutation à l'état homozygote puisque des ♀♀ X_d/X_d et des ♂♂ X_d/Y n'ont jamais été observés. Comment expliquer le maintien d'un tel chromosome dans une population alors que le calcul montre qu'il devrait être éliminé très rapidement.

Il pourrait s'agir d'une mutation ayant lieu au cours du développement embryonnaire et dont nos cultures nous ont fourni un modèle. Son apparition devrait être très préconce ce qu'atteste l'absence d'individus en mosaïque. La survivance des femelles hétérozygotes serait assurée par la présence d'un **X** normal. Notons pourtant que cette interprétation épigénétique est difficile à admettre dans un cas comparable, celui de *M. triton f.c.1* (Matthey, 1966): sur 39 individus examinés, 18 ♂♂ et 21 ♀♀, onze de ces dernières présentaient une délétion totale du bras court de l'un des **X**, les dix autres étant normales. Cette proportion suggère un déterminisme génétique Le maintien de l'X_d dans la population étant aussi mystérieux qu'il l'est pour nos *M. minutoides/musculoides.*

Rappelons enfin que des délétions portant soit sur le bras long soit sur le bras court d'un **X** ont été mises en évidence chez l'Homme (Jacobs et al. 1960, 1961; Yi Yung Hsia, 1968). Une telle anomalie n'est donc pas particulière aux Leggadas.

Résumé

Ce travail est fondé sur l'analyse cytogénétique de 150 Leggadas provenant du Sénégal, de Côte d'Ivoire et de République Centrafricaine, parmi lesquelles des représentants de deux espèces nouvelles décrites récemment par Petter; *Mus oubanguii* (2N=28) est polymorphe à la suite d'inversions péricentriques, d'où un *N.F.* allant de 30 à 34. *Mus goundae* (2N=16, 17, 18, 19) présente un polymorphisme de type robertsonien (*N.F.*=30).

Chromosomes sexuels — Ils sont de deux types chez les Leggadas. Le type primitif *(PR)*, l'**X** et l'**Y** étant acrocentriques; le type transloqué *(TR)* qui résulterait, selon l'hypothèse de Matthey (1966) d'une translocation d'un **X** et d'un **Y** *pr* sur les éléments d'une paire autosomique. La méthode autoradiographique donne des résultats en accord avec cette suggestion, chaque hétérochromosome étant formé d'un bras eu- et d'un bras hétérochromatique. Dans le cas *TR*, l'auteur montre que l'on doit distinguer plusieurs modalités.

Les données cytologiques fournissent des critères qui devraient faciliter une révision de la taxonomie du groupe. L'auteur discute ce problème et, d'une façon plus générale, la systématique du genre *Mus*. Ceci le conduit à examiner les questions d'ordre zoogéographique. A cette fin, il fait entrer dans son enquête les 357 Leggadas étudiées antérieurement par Matthey (1958-1970) et s'attache plus spécialement à l'examen de la super-espèce *Mus minutoides/musculoides*. Dans cette dernière, les nombres diploïdes 18, 19, 22, 31, 32, 33, 34 étaient connus. La découverte de spécimens à 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29 et 30 chromosomes (*N.F.*=36) complète ce remarquable « éventail robertsonien ».

L'auteur avance une hypothèse selon laquelle la multiplicité des mutations chromosomiques conduisant au polymorphisme serait un indicateur de l'instabilité génétique (Genetic revolution de Mayr). Sur cette base, il reconstitue les étapes de la spéciation.

Il est intéressant de noter que ces divers caryotypes n'existent jamais tous dans une même localité, le maximum observé étant de huit. Il y aurait donc une certaine valeur sélective pour un certain nombre de chromosomes et la distribution des caryotypes parle en faveur de l'idée que les Leggadas forment de petites populations assez isolées, condition favorable à une spéciation actuellement en cours et sympatrique dans certains cas. Enfin, se ralliant aux vues de Misonne (1969), l'auteur admet l'origine asiatique des *Mus* africains et tente d'expliquer le peuplement du Continent Noir en recourant aux données paléontologiques, climatiques et zoogéographiques dont nous disposons.

SUMMARY

This work rests on the cytogenetic analysis of 150 pigmy-mice (Leggada) from the Senegal, the Ivory Coast and the Central African Republic, among them some individuals belonging to both new species recently described by Petter as *Mus oubanguii* and *Mus goundae*. *M. oubanguii* (2N=28) shows a polymorphismus due to pericentric inversions with fundamental numbers ranging from 30 to 34. By *M. goundae* (2N=16, 17, 18, 19) we have to deal with a Robertsonian polymorphism (*F.N.*=30).

Sex-chromosomes—There are two main types: in the « primitive » type *(PR)* the **X** and the **Y** are acrocentric, like those of *M. musculus*. In the « translocated » type the **X** and the **Y** are meta- or submetacentric. Following the hypothesis of MATTHEY (1966), this shape could result from the translocation of *PR* sex-chromosomes on the mates of an autosomic pair. The autoradiographic method gives results in full agreement with this hypothesis, every sex-chromosome showing an euchromatic and an heterochromatic arm. Among the *TR*-mice there are many varieties to be considered.

The cytological dates provide criteria which deserve to be introduced in a revision of the taxonomy. The author gives a discussion on this topic and, more generally, on the systematics of the genus *Mus*. To investigate the zoo-geographical problem set up by the distribution of the pigmy-mice, the author adds to her sample of 150 animals the 357 individuals studied previously by MATTHEY (1958-1970).

The superspecies *M. minutoides/musculoides* appears particularly interesting: in this species the following chromosome numbers were known, 18, 19, 22, 31, 32, 33, 34. The discovery of specimens with 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 28 29 and 30 chromosomes adds the missing rays to the « Robertsonian fan ». We take notice that all the different caryotypes do not occur together in the same locality; eight was the maximum observed. It seems rather obvious that every caryotype reacts differently to the local pressure of selection.

The author expounds the following hypothesis: the numerous chromosomal mutations leading to the polymorphismus must be considered as closely related with the instable state of the genetic system (Genetic revolution of MAYR) and as indicative of this instability. According to this conception, the successive phases of the speciation are depicted.

These facts are in good agreement with the hypothesis that the pigmy-mice are scattered in small populations. In such isolates, the conditions favour the building up of new species. It is probable that in some cases we have to deal with a sympatric speciation.

The author agrees with the views of MISONNE (1969) who fixes the origin of the *Muridae* to Asia. She tries to explain how the pigmy-mice, once they have reached Africa, spread over this continent. To this purpose, paleontological, climatic and zoo-geographical dates are taken into consideration.

ZUSAMMENFASSUNG

Diese Arbeit beruht auf der zytogenetischen Analyse von 150 Leggada die aus dem Senegal, der Elfenbeinküste und der Zentralafrikanischen Republik stammten. Unter diesen Mäusen befinden sich Vertreter von zwei neuen Arten die von Petter neulich beschrieben worden sind: *Mus oubanguii* (2N=28) zeigt einen Polymorphismus der von perizentrischen Inversionen verursacht wird. Daher eine fundamentale Zahl *(F.N.)* die zwischen 30 und 34 schwankt. *Mus goundae* (2N=16, 17, 18, 19) stellt einen Fall von robertsonischen Polymorphismus dar (*F.N.*=30).

Geschlechtschromosomen — Es gibt zwei Haupt-typen; bei dem ersten sogenannten « primitiven » Typus *(PR)* sind das **X** und das **Y** akrozentrisch, den Heterochromosomen von *M. musculus* ähnlich. Bei dem zweiten « translokierten » *(TR)* Typus sind beide Sex-chromosomen meta- oder submetazentrisch. Einer Hypothese von MATTHEY nach (1966), ist diese Metazentrie durch Translokationen von « primitiven » Geschlechtschromosomen über beide Autosomen eines Paares entstanden. Die autoradiographische Methode gibt Ergebnisse, die diese Annahme bestätigen insofern, dass jedes Sex-chromosom von einem eu- und von einem heterochromatischen Arm gebildet ist. Unter dem Begriff *TR* befinden sich mehrere Varianten.

Die zytologische Untersuchung liefert Kriterien, die für eine Revision der Taxonomie brauchbar sein müssten. Die Verfasserin beschäftigt sich mit diesem Problem und in erweiterter Weise mit der Systematik der Gattung *Mus*. Danach betrachtet sie zoogeographische Fragen deren Analyse ein reichlicheres Muster benötigte, nämlich die 357 von MATTHEY (1958-1970) früher untersuchten Leggada, die ihren selbst studierten Mäusen sich hinzufügen.

Die Superspecies *M. minutoides/musculoides* kommt hier besonders in Betracht. In dieser Art waren folgende diploide Zahlen bekannt: 18, 19, 22, 31, 32, 33, 34 mit einer *F.N.* von 36. Die Entdeckung von Exemplaren mit 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29 und 30 Chromosomen fügt neue Strahlen dem merkwürdigen « robertsonischen Fächer ».

Die Verfasserin schlägt eine Hypothese vor: die grosse Zahl von chromosomischen Mutationen, die zu dem Polymorphismus führt ist als Indikator der genetischen Instabilität zu betrachten (« Genetic revolution » of MAYR). Diese Annahme erlaubt eine Darstellung der Artbildung-phasen.

Es ist bemerkenswert zu bestätigen, dass sämtliche Karyotypen an einem einzigen Ort nie vorkommen. Mehr als acht verschiedene Formeln wurden in keinem Fall beobachtet. Man muss annehmen, dass, an jeder Stelle ein Selektionsdruck herrscht, der verschieden auf verschiedene Karyotypen wirkt. Es ist wahrscheinlich, dass wir es mit kleinen Populationen zu tun haben, daher günstige Bedingungen für eine zur Zeit fortläufende Artbildung welche, in gewissen Fällen, von sympatrischen Typus erscheint.

Endlich, im Einklang mit MISONNE's Standpunkt (1969) nimmt die Verfasserin an, dass die Muriden aus einer asiatischen Wiege nach Afrika durch Arabien gelangt sind. Dafür untersucht sie palaetontologische, zoogeographische und klimatische Angaben, die zur Verfügung stehen.

AUTEURS CITÉS

BAKER, R. J. and W. J. BLEIER. 1971. *Karyotypes of bats of the sub-family Carolliinae (Mammalia; Phyllostomatidae) and their evolutionary implications.* Experientia 27: 220-222.

BAKER, R. J. and T. C. HSU. 1970. *Further studies on the sex-chromosomes systems of the American leaf-nosed bats (Chiroptera Phyllostomatidae).* Cytogenet. 9: 131-138.

BATE, D. M. A. 1942. *New Pleistocene Murinae from Creta.* Ann. Mag. nat. Hist. 9: 41-49.

— 1942. *Pleistocene Murinae from Palestine.* Ibid. 9: 465-486.

BOVEY, R. 1949. *Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores.* R. suisse Zool. 56: 371-460.

BUCHANAN, G. D. and R. V. TALMAGE. 1954. *The geographic distribution of the armadillo in the United States.* Texas J. Sci. 6: 142-150.

CARCASSON, R. H. 1964. *A preliminary survey of zoogeography of African butterflies.* East Afr. Wildl. J. 2: 122-157.

CHALINE, J. et R. MATTHEY. 1971. *Hypothèses relatives à la formule chromosomique d'Allophaiomys pliocaenicus (Rodentia, Arvicolidae) et à la diversification de cette espèce.* C. R. Acad. Sci. Paris, 272: 1071-1074.

ELLERMAN, J. R. 1940-1941. *The families and genera of living rodents.* Trust. Brit. Mus., London.

ELLERMAN, J. R., T. C. S. MORRISON-SCOTT and R. W. HAYMAN. 1953. *Southern African Mammals.* Trust. Brit. Mus., London.

FORD, C. T. and J. L. HAMERTON. 1958. *A system of chromosomal polymorphism in the common shrew (Sorex araneus L.).* XV Int. Congr. Zool. Sect. II, Paper 32.

GRAY, J. E. 1837. *Description of some new or little known Mammalia, principally in the British Museum collection.* Mag. nat. Hist. 1: 577-587.

GROPP, A. 1970. *Cytologische Mechanismen der Evolution der Säugetierkaryotypen.* Anthrop. Anz., 32: 220-231.

GROPP, A., U. TETTENBORN und E. VON LEHMANN. 1970. *Chromosomenvariation vom Robertson'schen Typus bei der Tabakmaus, M. poschiavinus, und ihren Hybriden mit der Laboratoriumsmaus.* Cytogenet. 9: 9-23.

GROPP, A., U. TETTENBORN und A. LEONARD. 1970. *Identification of acrocentric chromosomes involved in the formation of fusion-metacentrics in Mice. Proposal for nomenclature of M. poschiavinus metacentrics.* Experientia 26: 1018-1019.

HSIA, D. Y. 1968. *Human developmental genetics.* Year Book Med. Publ., Chicago.

HSU, T. C. and D. S. KELLOGG. 1960. *Primary cultivation and continuous propagation in vitro of tissues from small biopsy specimens.* J. Nat. Cancer Inst. 25: 221-235.

HSU, T. C., R. J. BAKER and U. UTAKOJI. 1968. *The multiple sex-chromosome system of American leaf-nosed bats (Chiroptera, Phyllostomidae).* Cytogenet. 7: 27-38.

JOTTERAND, M. 1970. *Un nouveau système polymorphe robertsonien chez une nouvelle espèce de « Leggada » (Mus goundae Petter).* Experientia 26: 1360-1361.

LIAPUNOVA, E. A. and N. N. VORONTSOV. 1970. *Chromosomes and some issues of the evolution of the Ground Squirrel Genus Citellus (Rodentia: Sciuridae).* Experientia 26: 1033-1038.

MATTHEY, R. 1953. *La formule chromosomique et le problème de la détermination sexuelle chez Ellobius lutescens Thomas (Rodentia-Muridae-Microtinae).* Arch. J. Klaus Stift. 28: 65-73.

— 1954. *Un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples dans le genre Gerbillus (Rodentia-Muridae-Gerbillinae).* Experientia 10: 464.

— 1958. *Les chromosomes et la position systématique de quelques Murinae africains (Mammalia-Rodentia).* Acta trop. 2: 97-117.

— 1966. *Le polymorphisme chromosomique des Mus africains du sous-genre Leggada. Révision générale portant sur l'analyse de 213 individus.* R. suisse Zool. 73: 585-607. (Ce travail renferme les références aux travaux antérieurs: 1963, 1964, 1965, 1966).

— 1967. *Cytogénétique des Leggadas: (1) La formule chromosomique de Mus (Leggada) bufo Th., (2) Nouvelles données sur la délétion portant sur le bras court d'un X chez Mus (Leggada) triton Th.* Experientia 23: 133.

— 1967. *Etude de deux femelles hétérozygotes pour une délétion partielle portant sur un bras du chromosome X chez Mus (Leggada) minutoides/musculoides Temm.* Cytogenet. 6: 168-177.

— 1967. *Cytogénétique de Mus (Leggada) minutoides/musculoides Temm. et de formes voisines. Etude d'une population de Côte d'Ivoire.* Arch. J. Klaus Stift. 42: 21-30.

— 1967. *Un nouveau système chromosomique polymorphe chez des Leggadas africaines du groupe tenellus (Rodentia-Muridae).* Genetica 38: 211-226.

— 1970. *Nouvelles données sur la cytogénétique et la spéciation des Leggadas (Mammalia-Rodentia-Muridae).* Experientia 26: 102.

— 1970. *L'« éventail robertsonien » chez les Mus (Leggada) africains du groupe minutoides/musculoides.* R. suisse Zool. 77: 625-629.

— et M. JOTTERAND. 1970. *Nouveau système polymorphe non-robertsonien chez des « Leggadas » (Mus sp.) de République centrafricaine.* R. suisse Zool. 77: 630-637.

— et F. PETTER. 1968. *Existence de deux espèces distinctes, l'une chromosomiquement polymorphe, chez des Mus indiens du groupe booduga. Etude cytogénétique et taxonomique.* R. suisse Zool. 75: 471-498.

MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution.* Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

MEYLAN, A. 1964. *Le polymorphisme chromosomique de Sorex araneus L. (Mamm.-Insectivora).* R. suisse Zool. 71: 903-983.
MISONNE, X. 1969. *African and Indo-Australian Muridae evolutionary trends.* Ann. Mus. royal Afr. cent. 172: 1-219.
— et J. VERSCHUREN. 1966. *Les rongeurs et lagomorphes de la région du Parc national du Serengeti.* Mammalia 30: 517-537.
MITTWOCH, U. 1967. *Sex-chromosomes.* Acad. Press. New York — London.
NADLER, C. F. 1969. *Chromosomal evolution in Rodents.* In: *Comparative Mammalian Cytogenetics.* Ed. by K. BENIRSCHKE. Springer-Verlag, N. Y. Ce travail donne les principales références aux travaux de l'auteur.
NIETHAMMER, G. 1963. *Die Einbürgung von Säugetieren und Vögeln in Europa.* Parey, Hamburg/Berlin.
PATHAK, S. 1970. *The karyotype of Mus platythrix Bennett (1832), a favorable mammal for cytogenetic investigation.* Mamm. Chrom. Newsl. 11: 105.
PETTER, F. 1969. *Une souris nouvelle d'Afrique occidentale Mus mattheyi sp. nova.* Mammalia 33: 118-123.
PETTER, F. et H. GENEST. 1970. *Liste préliminaire des rongeurs myomorphes de République Centrafricaine. Description de deux espèces nouvelles: Mus oubanguii et Mus goundae.* Mammalia 34: 451-458.
SCHWARTZ, E. et H. K. SCHWARTZ. 1943. *The wild and commensal stocks of the house mouse Mus musculus L.* J. Mamm. 24: 59-72.
SCHMID, W. 1967. *Heterochromatin in mammals.* Arch. J. Klaus Stift. 42: 1-60.
SHARMAN, G. B. 1956. *Chromosomes of the common shrew.* Nature 177: 941-942.
TETTENBORN, U. and A. GROPP. 1970. *Meiotic nondisjunction in mice and mouse hybrids.* Cytogenet. 9: 272-283.
THENIUS, E. 1969. *Phylogenie der Mammalia. Stammesgeschichte der Säugetiere (einschliesslich der Hominiden).* W. de Gruyter, Berlin.
THOMAS, O. 1919. *Synopsis of the groups of tree-mice found within the Indian Empire.* J. Bombay nat. Hist. Soc. 28: 428-431.
TURPIN, R. et J. LEJEUNE. 1965. *Les chromosomes humains (caryotype normal et variations pathologiques).* Gauthier-Villars, Paris.
VORONTSOV, N. N. 1969. *Mlekopitayushchie.* 2e All-Union Mammalogy Conference. Novosibirsk. Travaux de l'Ecole russe, édités par VORONTSOV.
WAHRMAN, J. and A. ZAHAVI. 1955. *Cytological contributions to the phylogeny and classification of the rodent genus Gerbillus.* Nature 175: 600.
WAHRMAN, J., R. GOITEIN and E. NEVO. 1969. *Geographic variation of chromosome forms in Spalax, a subterranean mammal of restricted mobility.* In: *Comparative Mammalian Cytogenetics.* Ed. by K. BENIRSCHKE. Springer-Verlag, N.Y.
WALLACE, B. 1959. *The influence of genetic systems on the geographical distribution.* Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24: 193-204.
WHITE, M. J. D. 1954. *Animal cytology and evolution.* Univ. Press, Cambridge.
— 1957. *Some general problems of chromosomal evolution and speciation in animals.* Surv. Biol. Progr. III. Acad. Press, New York: 109-147.
— 1964. *Principles of karyotype evolution in animals.* Proc. XI Int. Congr. Genet. Pergamon Press, Oxford.
— 1968. *Models of speciation.* Sci., 159: 1065-1070.
— 1969. *Chromosomal rearrangements and speciation in animals.* Ann. Rev. Genet. 3: 75-98.

d'A

pou
196
m'a
des

tan
ciel
nar

nau

Ver

Tome 79, fasc. 1, nº 12: 361-385 — Mars 1972

Sur quelques araignées cavernicoles d'Argentine, Uruguay, Brésil et Venezuela récoltées par le D^r P. Strinati *(Arachnida, Araneae)*

par

Paolo Marcello BRIGNOLI
Istituto di Zoologia dell'Università di Roma, diretto dal Prof. P. Pasquini

Avec 41 figures

Le biospéologue suisse bien connu, D^r Pierre Strinati, a bien voulu me confier pour étude une petite, mais très intéressante, collection d'araignées récoltées en 1968 dans quelques grottes de l'Amérique du Sud. Je le remercie vivement de m'avoir offert la rare occasion de connaître directement quelques représentants des araignées cavernicoles néotropicales.

L'étude des formes troglobies et troglophiles a été pour moi assez simple, tandis que pour quelques trogloxènes, à cause de mes connaissances très superficielles des innombrables araignées néotropicales, je ne suis arrivé qu'à des déterminations incomplètes (j'ai tout de même dessiné aussi ces espèces).

Le matériel étudié est conservé dans les collections du Muséum d'Histoire naturelle de Genève (sauf quelques doublets, dans ma collection).

Fam. Dipluridae

Diplura sp.

Venezuela — Monagas, Cueva del Guacharo, 18.II.68, P. Strinati leg., 2 ○○.

Deux très jeunes individus, indéterminables.

FAM. THERAPHOSIDAE

Grammostola sp.

Argentine — Mendoza, Cueva de las Brujas, 9.II.68, P. Strinati leg., 1 ♀.

Une jeune ♀, indéterminable.

Note : les Orthognatha, si peu représentés dans les grottes paléarctiques et néarctiques, semblent beaucoup plus communs dans les grottes des autres régions; il suffit de rappeler les trois intéressantes espèces aveugles connues jusqu'ici: *Accola caeca* Simon (Philippines), *Troglothele caeca* Fage (Cuba) et *Troglodiplura lowryi* Main (Australie). Il va sans dire que les Orthognatha sont aussi beaucoup plus communs en dehors de la région holarctique.

FAM. SCYTODIDAE

Loxosceles adelaida Gertsch 1967

Brésil — Sao Paulo, Grutas das Areias, 29/30.VII.68, P. Strinati leg., 1 ♂, 4 ♀♀, 12 ○○ (probablement conspécifiques).

De cette espèce du groupe *gaucho* était connu seuelement le type, une ♀ trouvée seulement au Brésil, à Grajau (Etat de Guanabara). Les 4 ♀♀ de cette série correspondent parfaitement à la description de GERTSCH (vulva, fig. 4).

Description du ♂ : prosoma rougeâtre dans la partie céphalique, bords du prosoma festonnés de brun, reste gris-isabelle; fovea thoracica bien visible. Intervalle entre les yeux moyens et latéraux de très peu supérieur au diamètre des yeux moyens. Opisthosoma gris-isabelle. Palpe, voir figure 1, 3. Dimensions (en mm, approximatives): Prosoma long. 3,00 mm. larg. 2,65 mm; opistosoma long. 3,10 mm. Total: 6,10 mm.

pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
I	6,50	1,00	6,60	7,50	1,70	23,30
II	8,40	1,10	9,10	10,80	1,70	31,10
III	6,00	0,90	5,50	7,20	1,50	21,10
IV	6,70	1,00	6,80	8,20	1,70	24,40

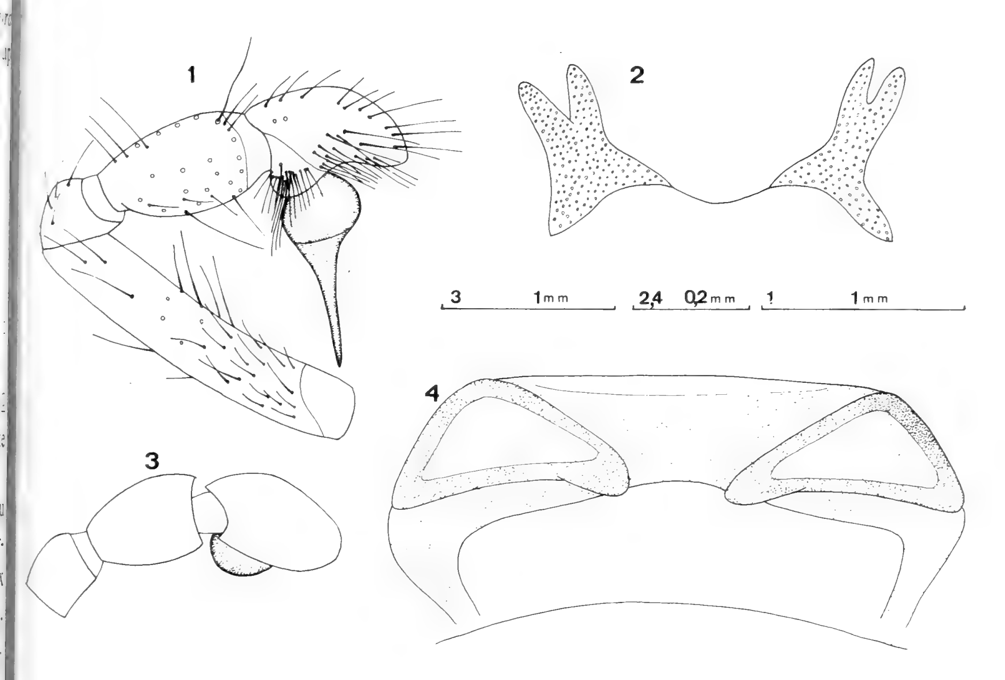
Longueur relative des pattes: II > IV > I > III; longueur patte I/longueur prosoma: 7,76; fémur I/prosoma: 2,16.

Note : le palpe du ♂ a la forme typique du groupe; vu de côté, il est assez semblable à ceux de *L. similis* Moenkhaus et *L. variegata* Simon; on peut le distinguer grâce à l'embolus, presque droit. Les vulvae des 4 ♀♀ ne montrent aucune variabilité.

Loxosceles lawrencei di Caporiacco 1955

Venezuela — Aragua, Loma del Medio, Cueva A (=Cueva de los Murciélagos), 23.II.68, P. Strinati leg., 1 ♀, 3 ○○ (probablement conspécifiques).

Venezuela — Aragua, Loma del Medio, Cueva B, 23.II.68, P. Strinati leg., 2 ♀♀, 6 ○○ (probablement conspécifiques).



Loxosceles adelaida Gertsch. — Fig. 1: palpe du ♂; fig. 3: le même, d'en haut; fig. 4: vulva. *Loxosceles lawrencei* di Caporiacco. — Fig. 2: vulva.

Le ♂ de cette espèce, décrite de Caracas, est encore inconnu; GERTSCH (1967) en plus du Venezuela la cite à Curaçao et Trinidad. La vulva (fig. 2) correspond bien à la figure de GERTSCH.

Note : ces captures confirment que les *Loxosceles* (ou, au moins certaines espèces) sont à considérer comme des troglophiles. Beaucoup d'espèces ont été découvertes ou trouvées dans des grottes, non seulement en Amérique centrale ou méridionale, mais aussi dans la région méditerranéenne. Jusqu'à présent, on n'a cependant découvert aucune espèce à habitus de troglobie.

Fam. Pholcidae

Spermophora strinatii n. sp.

Argentine — Mendoza, Cueva de las Brujas, 9.II.68, P. Strinati leg., 1 ♂ (holotype), 6 ♀♀ (paratypes — 1 dans ma collection), 1 ♂ (probablement conspécifique).

Diagnose : une *Spermophora* différente des autres espèces connues par la morphologie des genitalia ♂♀. [1]

Description — ♂♀ *:* prosoma, opisthosoma et pattes blanchâtres. Yeux avec la disposition typique, 6 en deux groupes séparés par un intervalle supérieur au diamètre des MP, LA et MP presque égaux, LP un peu plus petits, MP plus rapprochés des LA que des LP (différence essentielle entre *Spermophora* et *Pholcophorina*), ligne des yeux postérieurs à concavité postérieure. Chélicères du ♂ (fig. 6) hérissés de petits tubercules, absents dans les chélicères de la ♀. Intervalle entre les coxae IV supérieur à leur diamètre. Tous les fémurs clairement incurvés; pattes sans épines véritables, recouvertes de fines soies. Opisthosoma plus haut que long; pas de colulus visible. Palpe du ♂, voir figures 5, 7; épigyne et vulva, voir figures 8, 9.

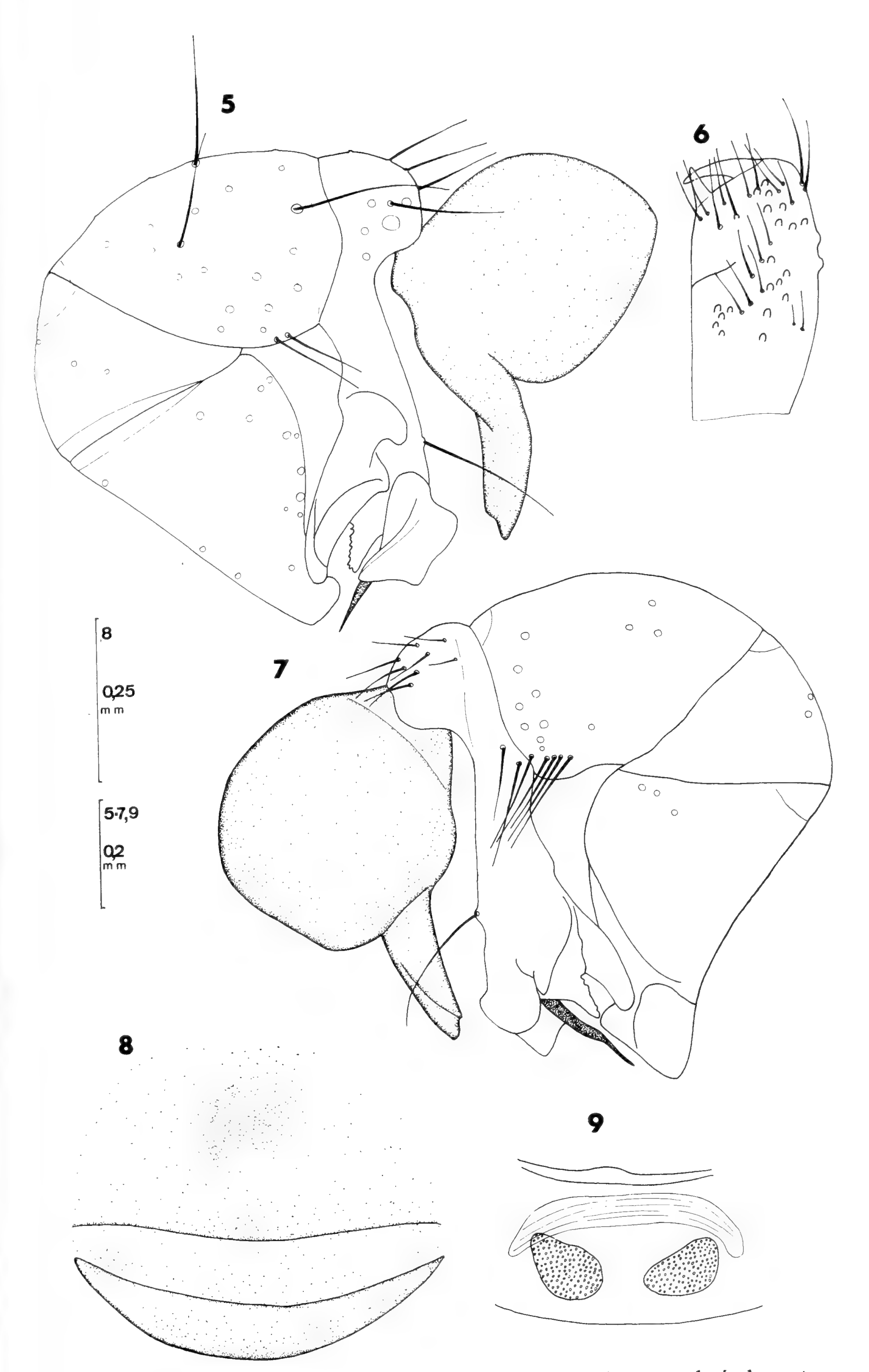
Dimensions du ♂ (en mm, approximatives): Prosoma long. 1,30 mm (dont 0,32 pour le clipeus), larg. 1,40 mm; opisthosoma long. 2,10 mm. Total: 3,40 mm.

pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
I	7,20	0,50	7,20	11,20	1,80	27,90
II	5,50	0,40	5,10	7,30	1,50	19,80
III	4,20	0,30	3,80	5,10	1,20	14,60
IV	5,50	0,40	4,80	7,20	1,20	19,10

Dimensions d'une ♀: Prosoma long. 1,32 mm (dont 0,20 le clipeus), larg. 1,25 mm; opisthosoma long. 2,32 mm. Total: 3,64 mm.

pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
I	5,60	0,40	5,80	8,70	1,70	22,20
II	4,20	0,30	4,10	5,60	1,30	15,50
III	3,40	0,30	3,00	4,40	1,10	12,20
IV	4,80	0,40	4,10	6,20	1,10	16,60

[1] Dans ces derniers mois je me suis convaincu que probablement presque toutes les *Spermophora* d'Amérique sont à attribuer à *Metagonia* (voir aussi Brignoli, 1972).



Spermophora strinatii n. sp. — Fig. 5, 7: palpe du ♂, médialement et latéralement. Fig. 6: chélicère du ♂; fig. 8: épigyne: fig. 9: vulva.

Derivatio nominis : j'ai le plaisir de dédier cette espèce à M. le Dr Pierre Strinati (Cologny), biospéologue de renommée internationale, à qui l'on doit la découverte d'un nombre considérable d'intéressantes formes cavernicoles.

Discussion : dans la région néotropicale, on connaissait seulement deux autres espèces de ce genre, *S. unicolor* Keyserling et *S. maculata* Keyserling; les ♂♂ de ces deux espèces ont été illustrés par MELLO LEITÃO (1922, 1947), les ♀♀ par le même auteur précédemment (1918). Ces deux espèces ont en commun avec *S. strinatii* n. sp. un embolus assez long, bien détaché du bulbe; le tarse (interprétant les mauvais dessins de MELLO LEITÃO) est chez *S. maculata* beaucoup plus gros que chez *S. strinatii*, tandis que les apophyses terminales, très brèves chez *S. maculata* et *S. strinatii*, sont très longues chez *S. unicolor*. L'épigyne des deux espèces de KEYSERLING semble rembruni dans la région de la fente épigastrique (MELLO LEITÃO, 1918), tandis que chez *S. strinatii*, il y a seulement une tache un peu plus foncée (correspondant à la spermathèque).

Il faut ajouter que nos connaissances sur les nombreux Pholcidae néotropicaux ne sont pas du tout satisfaisantes; la plupart des espèces ont été décrites par MELLO LEITÃO d'une façon très primitive; même la classification de la famille, proposée par le même auteur (1946), n'est qu'un remaniement du système de SIMON (1893), basé presque uniquement sur un caractère de valeur très relative: la position et le nombre des yeux, la morphologie des génitalia n'est absolument pas prise en considération.

Physocyclus sp.

Uruguay — Lavalleja, Gruta de Arequita, 15.II.68, P. Strinati leg., 1 ○.

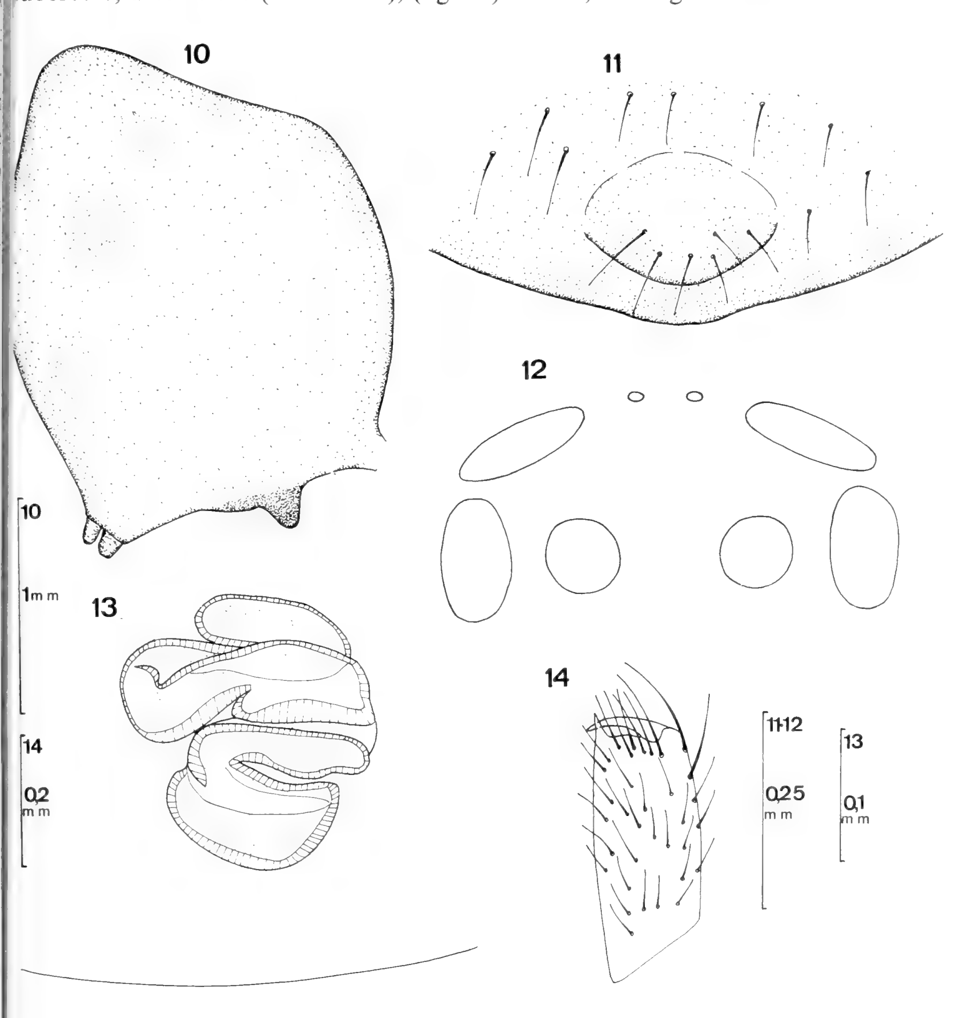
Jeune ♀, indéterminable.

Priscula cf. **paeta** Simon 1893

Venezuela — Miranda, Cueva Alfredo Jahn, 21.II.68, C. Bordon et P. Strinati leg., 2 ♀♀, 1 ○.

Parmi les nombreuses espèces du Venezuela décrites sommairement par SIMON dans l'« Histoire naturelle des Araignées », il y a quelques espèces du curieux genre *Priscula*; ces araignées, par leur abdomen très élevé ressemblent assez à *P. paeta*. Pour la même raison, DI CAPORIACCO (1955) avait attribué à *P. paeta* un jeune ♂ de El Junquito (Venezuela). Je crois utile de publier une description de ces ♀♀: prosoma blanchâtre (marges, région céphalique, centre de la région thoracique rembrunis). Yeux très inégaux (fig. 12); MA très petits, LA un peu plus grands que LP, MP beaucoup plus gros que MA, mais plus petits que LP, ligne antérieure à forte concavité postérieure, ligne postérieure presque droite (vu d'en haut). Clipeus très long (je n'ai pu voir la petite bande chitinisée figurée par SIMON); chélicères (fig. 14) sans particularités. Sternum blanc à

extrémité obtuse. Pattes brunes, annelées aux fémurs et aux tibias, sans épines, mais portant beaucoup de soies. Opisthosoma (fig. 10) surélevé, blanchâtre, avec taches à peine visibles. Une soie à la place du colulus. Epigyne surmonté d'un tubercule, assez élevé (vu de côté), (fig. 11). Vulva, voir figure 13.



Priscula cf. *paeta* Simon. — Fig. 10: opisthosoma, latéralement; fig. 11: épigyne; fig. 12: yeux; fig. 13: vulva; fig. 14: chélicère.

Dimensions (en mm, approximatives): Prosoma long. 1,45 mm (0,30 le clipeus), larg. 1,25 mm; opisthosoma long. 2,00 mm. Total: 3,45 mm.

Considérations générales : les quatre espèces du genre, toutes insuffisamment connues, sont réparties de l'Ecuador à la Guyane. Ni SIMON (1893), ni MELLO LEITÃO (1946) ne discutent d'une façon satisfaisante la position du genre. SIMON,

pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
II	4,35	0,60	4,25	6,30	1,25	16,75
II	3,60	0,50	3,25	4,90	1,00	13,25
III	2,55	0,40	2,25	3,50	0,85	9,55
IV	3,75	0,50	2,90	4,50	0,90	12,55

à cause de la position des yeux, considère ce genre comme un peu isolé; MELLO LEITÃO le place entre *Mecolaesthus* et *Psilochorus*. Comme je l'ai déjà dit à propos de *S. strinatii*, il est absolument impossible de continuer à travailler sur les Pholcidae en utilisant seulement les yeux. Il faudrait réviser toutes les espèces américaines de la famille, qui semblent exceptionellement abondantes dans le nouveau monde (17 genres endémiques). Il suffit de rappeler que seulement après 1939 on a décrit 51 espèces nouvelles (et 4 genres) de l'Amérique centrale et méridionale, en général sans discuter les affinités. L'expérience faite en étudiant une collection du Mexique (BRIGNOLI, 1972, sous presse) m'a convaincu toutefois que tandis qu'une redescription des espèces types des genres est indispensable pour éclaircir les relations entre ceux-ci, il sera pour longtemps encore impossible de créer des groupes d'espèces, à cause du très grand nombre de formes qui sont encore à découvrir.

FAM. MICRYPHANTIDAE

Note : les connaissances sur les espèces néotropicales de cette famille sont tout à fait insuffisantes; à peu près 50 espèces ont été décrites de l'Amérique du Sud, pour la plupart entre 1885 et 1905 et assignées à des genres paléarctiques ou néarctiques (*Gonatium*, *Oedothorax*, *Sciastes*, *Wideria*, *Minyriolus*, *Ceratinopsis*, *Erigone*, *Grammonota*). Il va sans dire que beaucoup de ces espèces ont très peu en commun avec les formes « classiques » holarctiques. Curieusement, les auteurs sud-américains (particulièrement MELLO-LEITÃO) ont presque ignoré cette famille. Le résultat de cette situation est que, un peu à contrecœur, je dois établir un nouveau genre pour une espèce d'Uruguay. A contrecœur, car il y a peut-être déjà trop de genres de Micryphantidae et il est difficile de saisir les caractères vraiment « importants » et les affinités d'un genre monotypique. Tout de même, il m'est impossible d'agir autrement, car cette espèce ne peut entrer clairement dans aucun des genres néotropicaux connus.

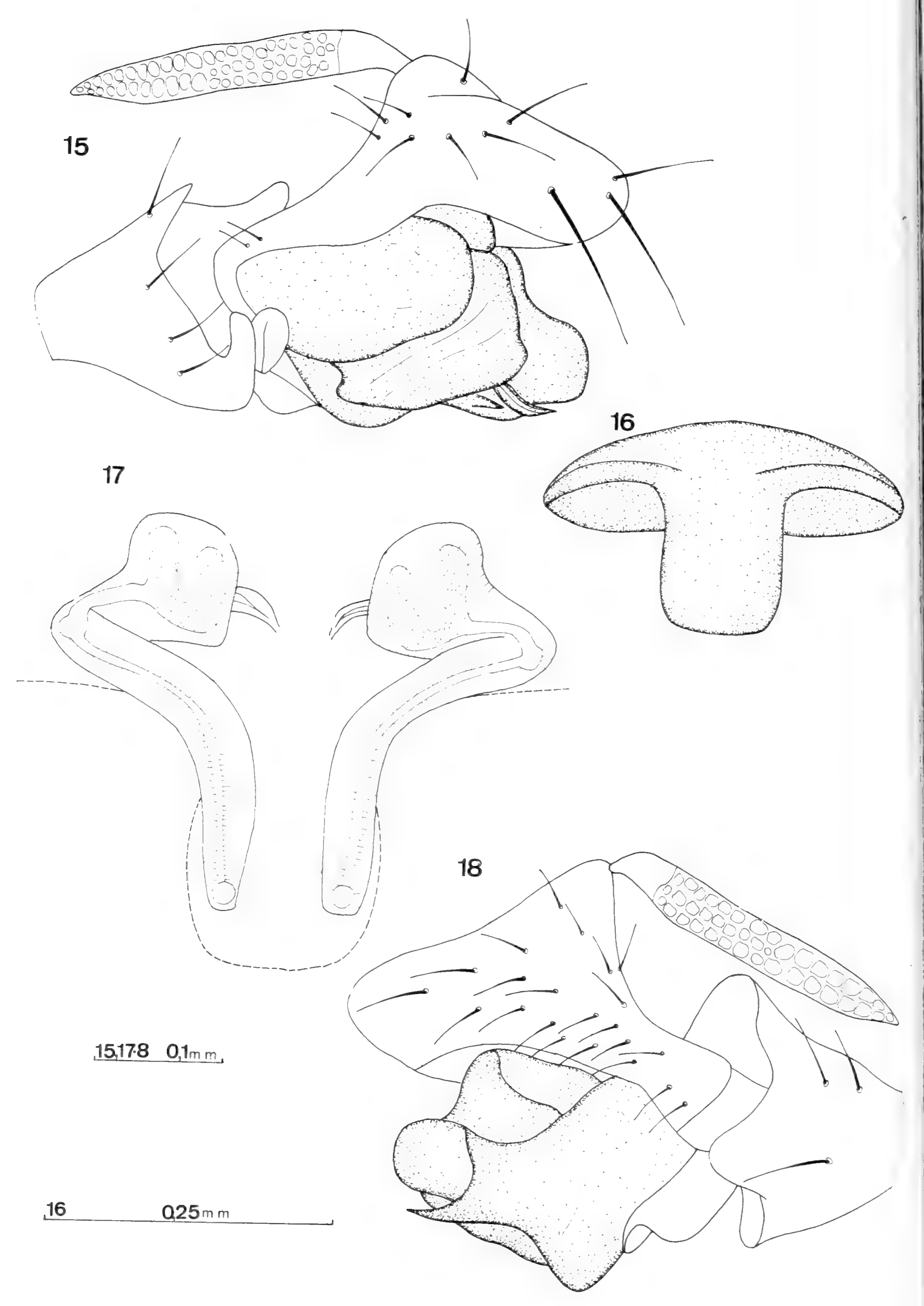
Pseudotyphistes gen. nov.

Type: *P. pennatus* n. sp.

Description: Micryphantidae sans aucun dimorphisme sexuel (aucune modification du prosoma du ♂). Yeux presque égaux (seulement les MA plus petits). Lignes oculaires presque droites (concavité à peine perceptible de la ligne antérieure en arrière). Trapèze oculaire plus large en arrière. Yeux presque équidistants, intervalle MA-MA (égal à leur diamètre) légèrement inférieur à l'intervalle MA-LA, postérieurs équidistants (intervalle égal à leur diamètre). Labium clairement rebordé. Sternum à extrémité obtuse, petit intervalle entre les coxae IV. Chélicères avec 6 grosses dents (croissant en sens distal) au bord supérieur, 4 très petites au bord inférieur. Organe stridulatoire évident, réduit chez la ♀. Pas de trichobothrie sur le métatarse IV; position de la trichobothrie du métatarse I: 0,40. Epines tibiales: 2-2-2-1. Opisthosoma en majeure partie blanchâtre. Colulus bien visible. Génitalia: palpe du ♂ avec de petites apophyses tibiales, tarse petit, embolus court (« Anschluss-Embolus »), une longue apophyse semblable à une plume dirigée en arrière sur le tarse (caractère spécifique ?). Epigyne à clavus court et large; conduit afférent (Einführungsgang) de forme simple, assez long, non entouré de structures glandulaires.

Discussion: une première difficulté pour classer ce nouveau genre découle du fait que l'unique système des Micryphantidae englobant à peu près tous les genres est encore celui de SIMON (1894), nettement vieilli et fondé sur des caractères autres que les genitalia. Le système de WIEHLE (1960) est très schématique et il n'est pas tout à fait sûr qu'il soit applicable à des espèces extrapaléarctiques. Une autre voie possible est de comparer simplement ce genre aux autres genres néotropicaux.

D'après le système de SIMON, le nouveau genre appartient au groupe des Erigoneae, mais c'est presque l'unique chose qu'on peut dire, car les onze groupes reconnus par SIMON ont été tellement remaniés (p. ex. *Troxochrus* et *Tiso*, dans le même groupe pour SIMON, dans deux sous-familles différentes pour WIEHLE) qu'il est clair que suivre ce système dépassé, n'aménerait à rien de sûr. Suivant WIEHLE, notre nouveau genre appartient nettement aux Erigoninae, groupe C (*Gongylidiellum*, *Diplocephalus*, *Tapinocyba*, *Savignya*, *Lophomma*, *Microcentria*, *Erigonella*); de tous ces genres, le seul à avoir la même formule des épines tibiales (2-2-2-1) est *Microcentria* (une seule espèce en Europe centrale) bien différent de *Pseudotyphistes* par la position des yeux, de la trichobothrie du métatarse I, par la forme du tarse du palpe du ♂, etc. Parmi les autres genres de ce groupe, *Lophomma* (*L. punctatum*) à un petit scapus et de fortes dents aux chélicères; souvent dans ce groupe le tibia du palpe du ♂ est très développé comparé au tarse. Naturellement, rien ne démontre que le système de WIEHLE soit applicable aux espèces néo-



Pseudotyphistes pennatus n. gen. n. sp. — Fig. 15, 18: palpe du ♂, latéralement et médialement; fig. 16: épigyne; fig. 17: vulva.

tropicales. Reste la dernière voie, la comparaison avec les autres genres connus de l'Amérique du Sud [1]. Un certain nombre d'espèces néotropicales ont été assignées à des genres essentiellement paléarctiques (*Gonatium*, *Oedothorax*, *Wideria*, *Minyriolus*, *Erigone*) ou néarctiques (*Sciastes*, *Scolopembolus*, *Grammonota*); il va sans dire que la nouvelle espèce ne peut être attribuée à aucun de ceux-ci. Restent les genres partiellement ou entièrement néotropicaux (soit *Cineta*, *Lygarina*, *Brattia*, *Ceratinopsis*, *Clitolyna*, *Sphecozone*, *Typhistes* et *Clitistes*, *Hypselistoides*, *Tutaibo*, *Bonnetia*). Là aussi, soit à cause de l'absence d'un dimorphisme sexuel, soit à cause de l'embolus (ici très court), je ne peux situer ma nouvelle espèce. D'autre part, je ne réussis même pas à voir ses affinités, parce que les descriptions d'un certain nombre d'anciens genres permettent de reconnaître seulement les différences, mais non les affinités. J'ai appelé le nouveau genre *Pseudotyphistes* parce qu'un *Typhistes* (*T. personatus* Simon 1894, du Brésil) a une grande apophyse sur le tarse du palpe du ♂; d'autre part, dans ce genre, le ♂ présente des modifications du prosoma.

Pour le moment donc, la position systématique de ce nouveau genre des Erigoninae reste incertaine; seule une révision des espèces sudaméricaines de la famille (ou bien une révision des genres, comme celles de LEVI pour les Theridiidae) pourra en préciser les affinités (et la validité).

Pseudotyphistes pennatus n. sp.

Uruguay — Lavalleja, gruta de Arequita, 15.II.68, P. Strinati leg., 1 ♂ (holotype), 1 ♀ (paratype), 4 ○○ (conspécifiques ?).

Diagnose : cf. description du genre.

Description — *♂♀ :* prosoma gris-jaunâtre, identique dans les deux sexes, non surélevé. Yeux, labium, sternum, chélicères, chaetotaxie, opisthosoma, etc., voir description du genre. Opisthosoma blanchâtre portant dorsalement une bande transverse noirâtre dans le tiers distal; cette bande se continue latéralement et autour des filières en formant ventralement un U ouvert en avant; région épigastrique rembrunie. Bulbe, voir figures 15, 18; dorsalement sur le tarse du palpe, il y a une étrange apophyse divisée assez régulièrement à l'intérieur en séries de cellules. Epigyne (fig. 16) avec un petit clavus non replié; vulva, voir figure 17.

Dimensions du ♂ (en mm, approximatives): Prosoma long. 1,32 mm, larg. 1,12 mm; opisthosoma long. 1,50 mm. Total: 2,82 mm.

[1] Naturellement, j'ai aussi cherché — sans aucun résultat — d'encadrer cette espèce dans les genres néarctiques et éthiopiens.

pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
I	0,75	0,21	0,62	0,58	0,46	2,62
II	0,68	0,21	0,56	0,56	0,43	2,44
III	0,56	0,21	0,41	0,50	0,41	2,09
IV	0,71	0,21	0,65	0,62	0,43	2,62

Dimensions de la ♀: Prosoma long. 1,87 mm, larg. 1,37 mm; opisthosoma long. 2,10 mm. Total: 3,97 mm.

pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
I	0,81	0,25	0,72	0,71	0,50	2,99
II	0,75	0,25	0,66	0,57	0,42	2,65
III	0,57	0,19	0,56	0,57	0,37	2,26
IV	0,83	0,25	0,78	0,72	0,45	3,03

Derivatio nominis: le nom dérive de la « plume » caractéristique (latin: « penna ») sur le tarse du palpe du ♂.

Fam. Theridiosomatidae

Wendilgarda guacharo n. sp.

Venezuela — Monagas, Cueva del Guacharo, 18.II.68, P. Strinati leg., 3 ♂♂ (holo- et paratypes), 8 ♀♀ (paratypes; 1 ♂, 2 ♀♀ paratypes dans ma collection), 2 ○○ (conspécifiques ?).

Diagnose: une *Wendilgarda* différente de toutes les autres espèces connues par la morphologie des génitalia du ♂; quelque ressemblance dans l'épigyne avec *W. mexicana* Keyserling.

Description — ♂*:* prosoma surélevé (vu de côté: rappelant un peu une *Dipoena*), s'abaissant brusquement dans la région thoracique; brun-orangé. Clipeus un peu plus élevé que les chélicères. Ligne des yeux antérieurs à nette concavité postérieure; MA plus grands que LA (et aussi que les postérieurs); ligne postérieure presque droite (très faible concavité postérieure); yeux latéraux rapprochés; antérieurs équidistants (intervalle égal à la moitié du diamètre des LA); postérieurs presque équidistants, intervalle MP-MP légèrement supérieur à l'intervalle MP-LP (égal au diamètre des MP); trapèze des yeux moyens légèrement plus large en avant. Petite fovea thoracica. Chélicères avec 3 robustes dents

au bord supérieur, bord inférieur avec 6 petites dents (croissant vers la griffe). Gnathocoxae plus larges que longues; labium non rebordé, beaucoup plus large que long. Suture labio-sternale nette; sur le sternum, aux angles du labium, deux petites fossettes; sternum presque triangulaire, à pointe obtuse, séparant les coxae IV de la moitié de leur diamètre. Pattes assez courtes; tibias I légèrement incurvés et un peu dilatés à l'extrémité; fémurs I-III avec une épine dorsale; autres articles avec beaucoup d'épines mélangées à de longues soies. Opisthosoma sphéroide, poilu, gris-isabelle; colulus bien visible (une languette surmontée de deux soies). Bulbe, voir figures 19, 22-23, paracymbium (non visible sur les dessins), une petite apophyse entre le cymbium et le bulbe (visible seulement d'en haut).

Dimensions (en mm, approximatives): Prosoma long. 1,05 mm, larg. 1,07 mm, haut. 0,95 mm; opisthosoma long. 1,27 mm. Total: 2,32 mm.

pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
II	1,60	0,55	1,92	0,95	0,75	5,77
II	1,37	0,55	1,10	0,82	0,72	4,56
III	1,05	0,38	0,75	0,62	0,55	3,35
IV	1,17	0,40	0,88	0,62	0,55	3,62

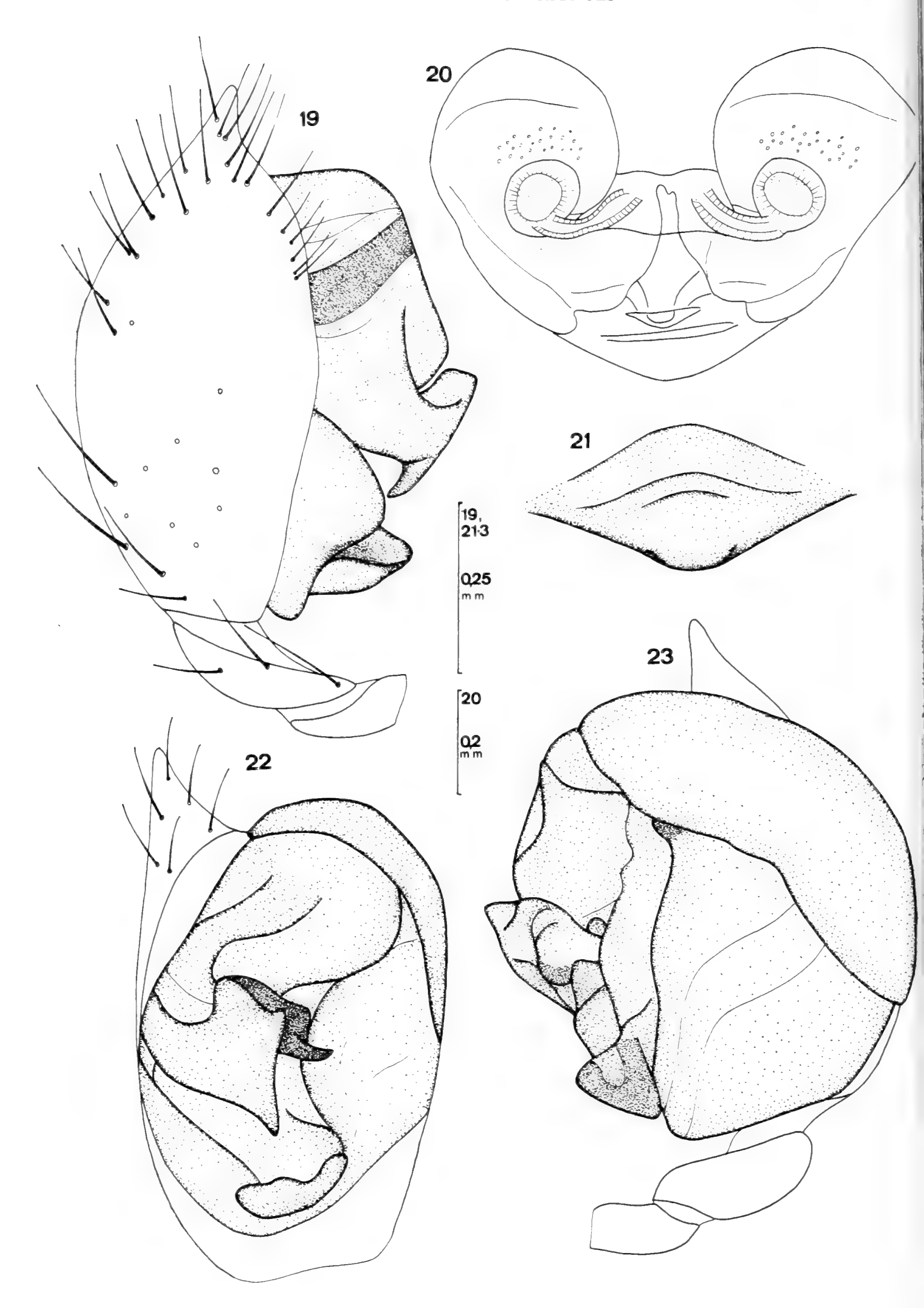
Description de la ♀: prosoma moins élevé; clipeus un peu moins haut; yeux comme chez le ♂, MA moins nettement plus grands que les autres; labium imperceptiblement rebordé; bord supérieur des chélicères avec une petite dent supplémentaire. Epigyne (fig. 21) d'un type assez commun dans le genre (quelque ressemblance avec *W. mexicana* et *W. theridionina* (Simon)); vulva (fig. 20) assez complexe.

Dimensions: Prosoma long. 1,17 mm, larg. 1,27 mm, haut. 0,60 mm; opisthosoma long. 2,25 mm. Total: 3,42 mm.

pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
I	1,55	0,55	1,37	0,90	0,70	5,07
II	1,42	0,55	1,02	0,80	0,70	4,49
III	1,07	0,32	0,70	0,55	0,50	3,14
IV	1,32	0,32	0,95	0,67	0,57	3,83

Derivatio nominis: le nom « guacharo » (le célèbre oiseau cavernicole) est celui de la grotte où a été trouvée cette espèce.

Discussion: la plupart des espèces du genre habitent l'Amérique centrale et méridionale; ARCHER (1953) en a fait une révision partielle. Malheureusement, les dessins de cet auteur sont assez confus. La nouvelle espèce est toutefois bien



Wendilgarda guacharo n. sp. — Fig. 19, 22, 23: palpe du ♂, médialement, ventralement et latéralement; fig. 20: vulva (de l'intérieur); fig. 21: épigyne.

différente de celles dont ARCHER illustre le bulbe (ou seulement l'apophyse médiane), *W. galapagensis*, *W. clara*, *W. hassleri*, *W. theridionina* et *W. mexicana*; l'épigyne diffère nettement de ceux des deux espèces dont le ♂ est inconnu, *W. panamica* et *W. bicolor*; ses dimensions sont plus grandes que celles de l'unique espèce dont on ne connaît pas de figures (*W. mustelina*, île St.-Vincent). Naturellement, une révision du genre (et en général de tous les Theridiosomatidae américains) serait opportune.

Wendilgarda miranda n. sp.

Venezuela — Miranda, Cueva Alfredo Jahn, 21.II.68, C. Bordon et P. Strinati leg., 1 ♂ (holotype), 6 ♀♀ (paratypes — 2 ♀♀ dans ma collection), 2 ○○ (conspécifiques ?).

Diagnose: une *Wendilgarda* différente de toutes les espèces connues par la forme du bulbe (apophyse médiane longue et étroite, presque comme chez *Theridiosoma*) et par les génitalia de la ♀ (ressemblance superficielle avec *W. guacharo*.

Description — ♂♀: dimorphisme sexuel moins prononcé que chez *W. guacharo*; prosoma « normal » (peu surélevé); yeux, labium, gnathocoxae, sternum, pattes, opisthosoma et colulus comme chez *W. guacharo*. Chélicères avec 4 dents au bord supérieur et 6 (♂♀)-7 (♀) à l'inférieur. Coloration plus sombre que chez *W. guacharo*. Genitalia ♂♀, voir figures 24, 26-28, 30.

Dimensions du ♂ (en mm, approximatives): Prosoma long. 0,91 mm, larg. 0,90 mm, haut. 0,50 mm; opisthosoma long. 1,08 mm. Total: 1,99 mm.

pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
I	1,20	0,41	1,00	0,70	0,51	3,82
II	1,02	0,41	0,80	0,58	0,50	3,31
III	0,80	0,35	0,50	0,45	0,40	2,50
IV	0,91	0,35	0,68	0,45	0,45	2,84

Dimensions d'une ♀: Prosoma long. 0,90 mm, larg. 0,91 mm; opisthosoma long. 1,61 mm. Total: 2,51 mm.

pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
I	1,15	0,38	0,81	0,68	0,55	3,57
II	1,05	0,38	0,70	0,58	0,55	3,26
III	0,75	0,25	0,51	0,40	0,40	2,31
IV	1,00	0,30	0,68	0,48	0,40	2,86

Derivatio nominis : le nom dérive du nom de l'état du Venezuela où a été recueillie la nouvelle espèce.

Discussion : cette espèce est assez remarquable et isolée à cause de la forme de l'apophyse médiane; la ♀ toutefois par l'épigyne et la vulva est une *Wendilgarda* typique.

Wendilgarda cf. **clara** Keyserling 1886

Brésil — Sao Paulo, Gruta da Tapagem, 27/28.VII.68, P. Strinati leg., 25 ♀♀, 8 ○○.

Il est très probable que ces individus sont à attribuer à l'espèce de KEYSERLING, connue du Brésil et de la Guyane (ex-britannique).

Description — ♀ *:* morphologie générale comme celle de *W. guacharo* et de *W. miranda* (prosoma peu surélevé). Coloration assez claire (cf. *W. guacharo*). Epigyne (fig. 29) et vulva remarquables, avec un petit crochet assez rare dans ce genre (cf. *W. hassleri*), tandis que chez *Colphepeira* et *Parogulnius* il est régulièrement présent; la vulva a une structure particulière (fig. 25).

Dimensions d'une ♀ (en mm, approximatives): Prosoma long. 1,10 mm, larg. 1,02 mm; opisthosoma long. 1,75 mm. Total: 2,85 mm.

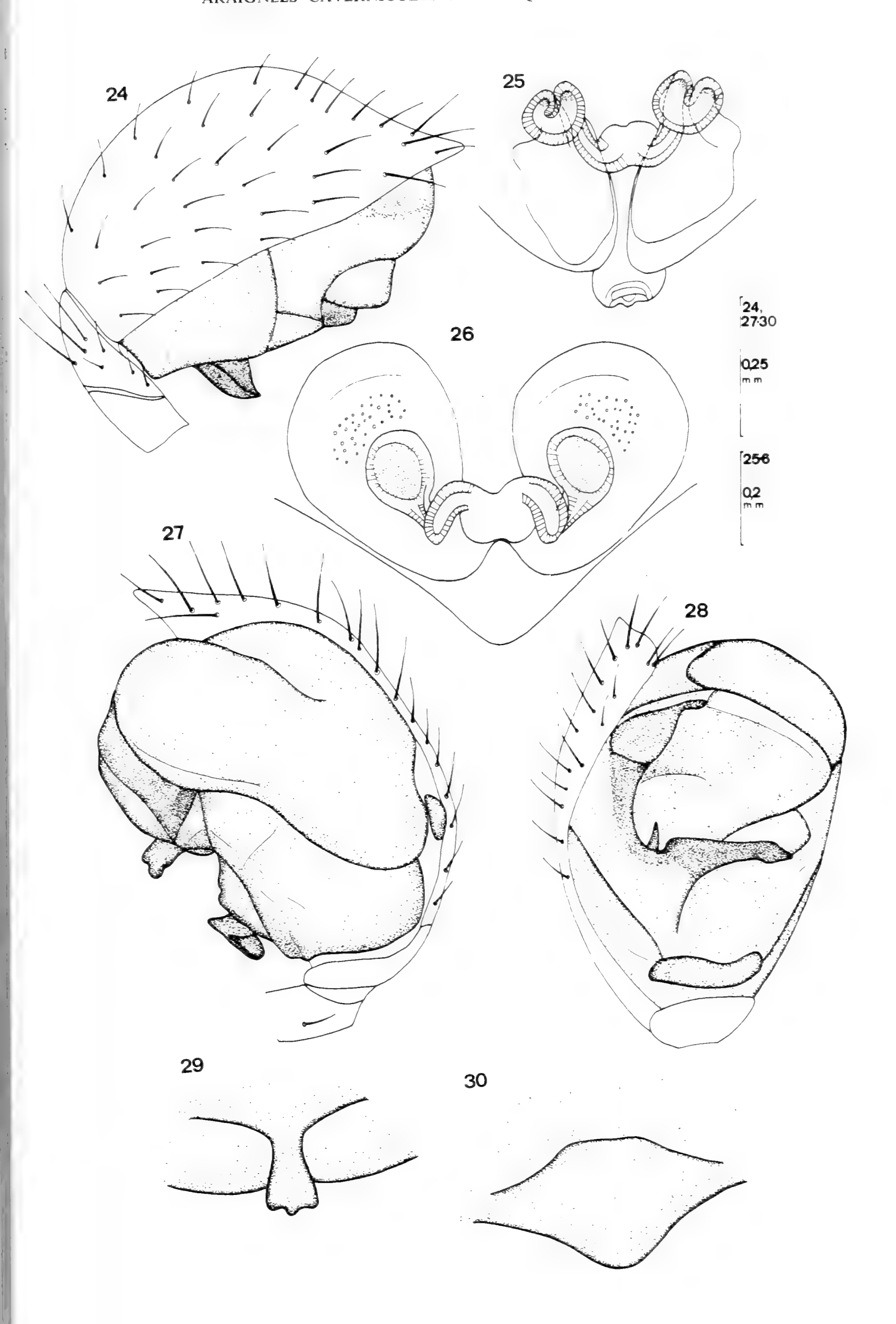
pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
I	1,40	0,50	1,05	0,85	0,53	4,33
II	1,12	0,41	0,88	0,68	0,53	3,62
III	0,80	0,38	0,55	0,50	0,45	2,68
IV	1,05	0,38	0,75	0,60	0,45	3,23

Considérations générales sur les Wendilgarda et les Theridiosomatidae : La capture en si grand nombre de trois *Wendilgarda* dans trois grottes séparées par des distances considérables démontre que quelques espèces au moins sont des éléments typiques de la faune cavernicole de l'Amérique tropicale; *W. mexicana* avait déjà été citée par ARCHER (1953) dans quelques grottes du Mexique. L'écologie de ces espèces est presque inconnue; SIMON (1895: 917) écrit que *W. theridionina* « suspend son cocon sous la voûte des rochers humides ». Il est aussi à rappeler que FAGE (1924) a décrit l'unique espèce non américaine du genre, *W. assamensis*, de la Siju Cave de l'Assam. Parmi le matériel du Muséum de Genève que j'ai à l'étude, il y a aussi un Theridiosomatide d'une grotte de Ceylan

---

Wendilgarda miranda n. sp. — Fig. 24, 27, 28: palpe du ♂, médialement, latéralement et ventralement; fig. 26: vulva (de l'intérieur); fig. 30: épigyne.

Wendilgarda cf. *clara* Keyserling: fig. 25: vulva (de l'intérieur); fig. 29: épigyne.


24
25
26
27
28
29
30
24, 27-30
0,25 mm
25-6
0,2 mm

très proche d'une *Wendilgarda*. Naturellement, il s'agit de troglophiles, car toutes ces espèces ne montrent aucune adaptation à la vie cavernicole. Ce qui me laisse très perplexe, c'est la structure de la vulva de ces trois *Wendilgarda*. Très peu d'auteurs ont examiné la vulva dans cette famille (ou sous-famille); WIEHLE (1967) figure la vulva de *Theridiosoma gemmosum* qui a une structure très semblable à celle des *Wendilgarda* que j'ai dessinées (elle ressemble un peu moins à celle de *W.* cf. *clara*). Chez *Theridiosoma*, suivant WIEHLE, il y a des spermathèques bien visibles qui communiquent avec l'extérieur par de courts conduits afférents (Einführungsgänge); les spermathèques semblent communiquer aussi avec une grande « poche » dont WIEHLE ne parle pas. Est-ce l'uterus externus ? Chez *Wendilgarda guacharo* et *W. miranda* la structure est semblable, la « poche » toutefois est presque complètement divisée en deux et les spermathèques sont inférieures (dorsales) à elle. Chez *W.* cf. *clara* il n'y a pas de véritables spermathèques, le conduit afférent, de chaque côté, mène immédiatement à une « poche » plus petite. Toutes ces « poches » sont assez sclérifiées, aisément visibles dans le chlorallactophénol. WIEHLE n'a pu voir de vrais canaux de fécondation (Befruchtungsgänge), mais il a dessiné une communication entre la « poche » et la spermathèque; j'ai vu une communication semblable chez *W. guacharo*. Naturellement, si la poche est l'uterus externus, cette communication correspond à un canal de fécondation. Une structure semblable, mais avec un canal de fécondation bien visible, semble présente chez *Allepeira lemniscata* (WIEHLE, op. cit.). L'intérêt de ce problème consiste dans le fait que dans les Theridiosomatidae, a côté de formes comme *Theridiosoma gemmosum* à spermathèques dans l'épigyne (sensu WIEHLE), semblent exister des formes comme les *Wendilgarda*, à structure générale semblable, mais avec des spermathèques si profondes qu'il me semble un peu curieux de les considérer « dans l'épigyne ». Cette condition est proche de celle des formes comme *Leucauge*, que WIEHLE considère haplogyne. La question est d'un grand intérêt phylogénétique, mais malheureusement l'évolution de la vulva des « Entelegynae » traditionelles a été seulement effleurée rapidement par WIEHLE dans son petit travail (posthume).

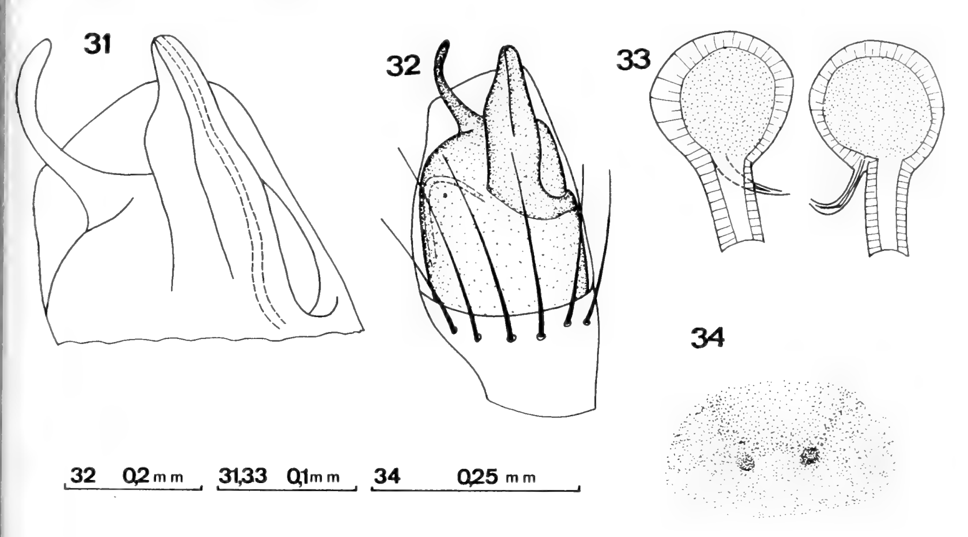
FAM. THERIDIIDAE

Achaearanea inopinata n. sp.

Venezuela — Miranda, Cueva Alfredo Jahn, 21.II.68, C. Bordon et P. Strinati leg., 1 ♂ (holotype).

Diagnose : une *Achaearanea* à embolus et conducteur de longueur moyenne, différenciée par ce caractère de *A. trinidensis* Levi, l'espèce plus proche. ♀ inconnue.

Description — ♂ prosoma et pattes brun-orangé. Yeux LA plus petits que MA et que les postérieurs; yeux rapprochés, antérieurs separés par ⅓ du diamètre des LA, postérieurs separés par ⅔ du diamètre des MP. Labium, sternum, chélicères, pattes, typiques du genre. Opisthosoma non surélevé, ovoïdal; dorsalement avec deux séries irrégulières de taches blanches; région entre les taches gris-jaune, latéralement jaune orangé, ventralement grisâtre. Bulbe (fig. 31-32) très simple, embolus large, à pointe obtuse, conducteur assez étroit, beaucoup



Achaearanea inopinata n. sp. — Fig. 32: palpe du ♂, ventralement; fig. 31: le même, partie terminale.

Achaearanea prope *canionis* (Chamberlin et Gertsch); fig. 33: vulva; fig. 34: épigyne.

plus court que chez *A. trinidensis*, cymbium à extrémité arrondie, comme dans cette espèce.

Dimensions (en mm, approximatives): Prosoma long. 0,95 mm, larg. 0,68 mm; opisthosoma long. 1,32 mm. Total: 2,27 mm.

pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
I	1,10	0,30	0,95	1,05	0,50	3,90
II	1,00	0,30	0,70	0,78	0,50	3,28
III	0,80	0,28	0,55	0,57	0,43	2,63
IV	1,00	0,30	0,70	0,80	0,50	3,30

Derivatio nominis : du latin inopinatus, inattendu.

Discussion : grâce aux trois récents travaux de Levi (1955, 1959, 1963), il a été très aisé de reconnaître cette espèce comme nouvelle et de la placer près de

A. trinidensis Levi 1959, décrite de l'île de Trinidad; l'embolus de ces deux espèces est assez semblable, chez *A. trinidensis* il est un peu arqué et se termine en pointe (presque droit et obtus chez *A. inopinata*), le conducteur, assez long et droit chez *A. trinidensis* est plus court et arqué chez *A. inopinata.*

Achaeranea prope **canionis** (Chamberlin & Gertsch) 1929

Brésil — Sao Paulo, Gruta da Tapagem, 27/28.VII.68, P. Strinati leg., 1 ♀.

Les génitalia de cette ♀ (fig. 33-34) sont nettement du même type que ceux des espèces du groupe nordaméricain *A. fresno-A. chiricahua-A. rupicola-A. canionis* (cf. Levi, 1955). En particulier, ils rappellent la vulva d'une ♀ d'*A. canionis* de l'Utah dessinée par Levi (op. cit.: 25, fig. 64). Du fait que Levi a observé une variabilité considérable chez cette espèce, je ne peux déterminer autrement cette ♀, en absence du ♂, même s'il est étrange de retrouver au Brésil une espèce connue d'Utah, Californie et Arizona.

Fam. Hahniidae

Dans cette collection, il y a un très jeune et petit individu blanc et aveugle de la Gruta da Tapagem, Sao Paulo, Brésil (27/28.VII.68, P. Strinati leg.). Il est impossible d'en examiner les chélicères sans le détruire. J'ai préféré le laisser intact; d'autre part, une détermination au niveau du genre, très incertaine sans les génitalia, aurait signifié peu de chose. Si les adultes sont aussi aveugles, ce serait le premier Hahniidae troglobie de l'Amérique du Sud.

Fam. Ctenidae

Caloctenus cf. **gracilitarsis** Simon 1896

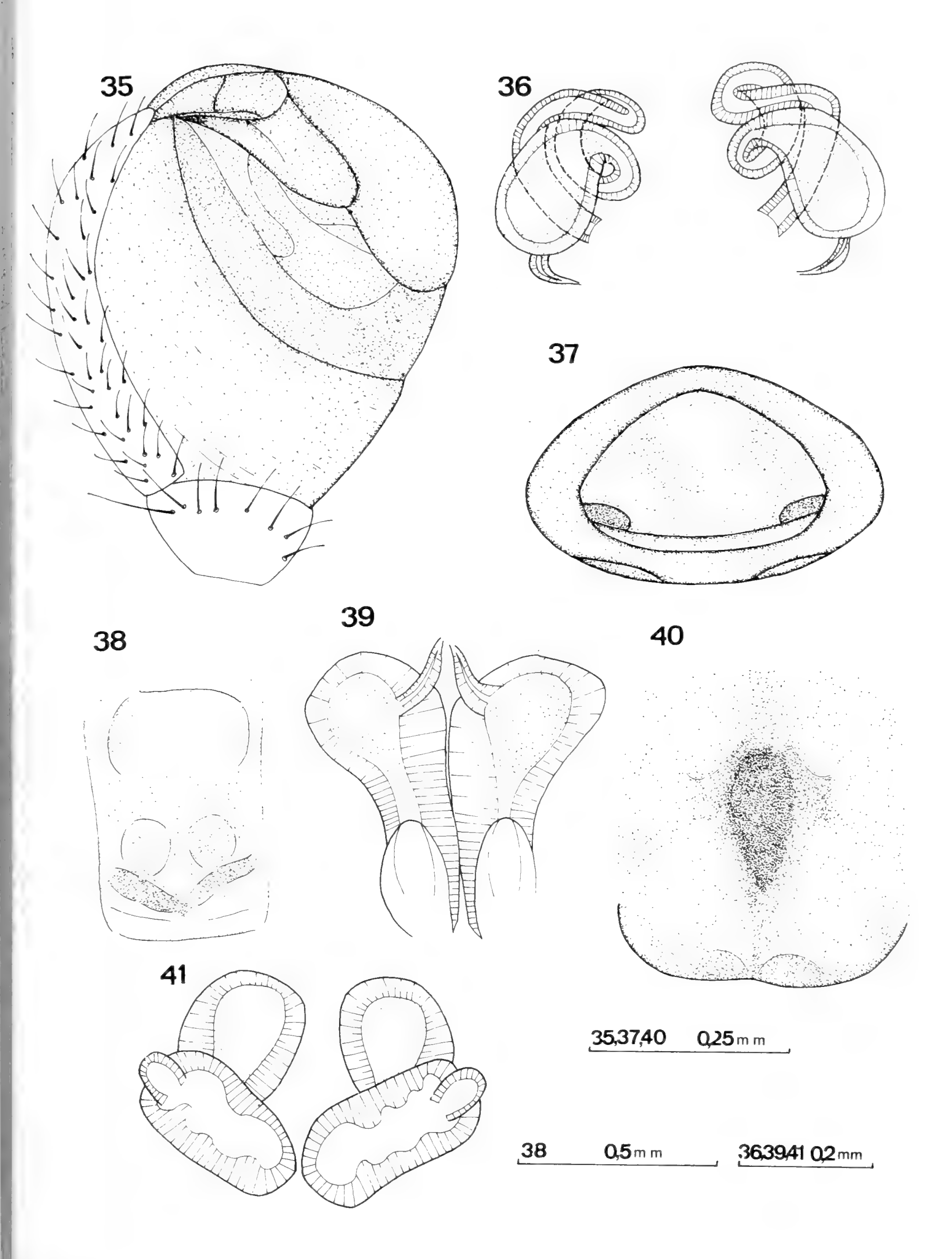
Venezuela — Miranda, Cueva Alfredo Jahn, 21.II.68, C. Bordon et P. Strinati leg.

Forme nettement trogloxène; je ne suis pas absolument sûr qu'il s'agit de l'espèce décrite par Simon du Venezuela. Génitalia, voir figures 39-40.

Fam. Gnaphosidae

Herpyllus cf. **suavis** Simon 1892

Venezuela — Aragua, Loma del Medio, Cueva A (= Cueva de los Murciélagos), 23.II.68, P. Strinati leg., 1 ♀.



Uloborus semiplumosus Simon. — Fig. 35: palpe du ♂, latero-ventralement; fig. 36: vulva; fig. 37: épigyne. *Herpyllus* cf. *suavis* Simon. — Fig. 38: épigyne; fig. 41: vulva.

Caloctenus cf. *gracilitarsis* Simon. — Fig. 39: vulva: fig. 40: épigyne.

L'épigyne de cette ♀ (fig. 38, 41) ne correspond pas complètement au dessin de SIMON (1892); il s'agit probablement d'une autre espèce, peut-être nouvelle; néanmoins, je préfère ne pas la décrire, attendu que les Gnaphosidae sudaméricains ont été très mal étudiés.

FAM. ULBBORIDAE

Uloborus semiplumosus Simon 1892

Venezuela — Monagas, Cueva del Guacharo, 18.II.68, P. Strinati leg., 2 ♂♂, 11 ♀♀, 7 ○○.

C'est avec quelque doute que j'attribue ces individus à cette espèce peu connue; l'épigyne (fig. 37) correspond assez bien à la description de SIMON, la coloration à celle de la «variété» décrite par SIMON dans le même travail. Bulbe, vulva, voir figures 35-36. De très nombreux *Uloborus* ont été trouvés en Amérique du Sud de sorte qu'une révision est devenue difficile, mais très nécessaire.

FAM. AMAUROBIIDAE

Auximus sp.

Argentine — Mendoza, Cueva de las Brujas, 9.II.68, P. Strinati, 1 ○.
Uruguay — Lavalleja, Gruta de Arequita, 15.II.68, P. Strinati, 4 ○○.

J'ai simplement suivi SIMON en attribuant ces immatures au genre *Auximus*; LEHTINEN (1967) a éliminé ce genre et en a réparti les espèces en un grand nombre de genres anciens et nouveaux.

RÉCAPITULATION PAR GROTTES

Venezuela — Monagas, Cueva del Guacharo:
Diplura sp.; *Wendilgarda guacharo* n. sp.; *Uloborus semiplumosus* Simon.
Venezuela — Aragua, Loma del Medio, Cueva A (= cueva de los Murciélagos):
Loxosceles lawrencei di Caporiacco; *Herpyllus* cf. *suavis* Simon.
Venezuela — Aragua, Loma del Medio, Cueva B:
Loxosceles lawrencei di Caporiacco.
Venezuela — Miranda, Cueva Alfredo Jahn:
Priscula cf. *paeta* Simon; *Wendilgarda miranda* n. sp.; *Achaearanea inopinata* n. sp.; *Caloctenus* cf. *gracilitarsis* Simon.

Brésil — Sao Paulo, Grutas das Areias:

Loxosceles adelaida Gertsch. N.B. selon STRINATI (in litt.) cette espèce se nourrissait principalement du Diplopode *Alocodesmus yporangae* Schubert.

Brésil — Sao Paulo, Gruta da Tapagem:

Wendilgarda cf. *clara* Keyserling; *Achaearanea* cf. *canionis* (Chamberlin et Gertsch); Hahniidae gen. ? sp. ? .

Uruguay — Lavalleja, Gruta de Arequita:

Physocyclus sp.; *Pseudotyphistes pennatus* n. gen., n. sp.; *Auximus* sp.

Argentine — Mendoza, Cueva de las Brujas:

Grammostola sp.; *Spermophora strinatii* n. sp.; *Auximus* sp.

CONCLUSIONS

Naturellement, cette petite collection ne permet pas de faire de vastes considérations sur la faune cavernicole néotropicale; on peut observer une certaine différence entre les grottes du Venezuela et du Brésil d'une part, à faune assez semblable (Theridiosomatidae, Scytodidae) et d'autre part, les grottes d'Argentine et d'Uruguay, à faune plus tempérée (Micryphantidae, Amaurobiidae). Aucune de ces espèces, à part, peut-être, le jeune Hahniidé, n'est troglobie: le nombre relativement élevé de formes nouvelles est presque normal, vu l'énorme richesse de la faune aranéologique de l'Amérique du Sud. Comme je l'ai déjà noté, la présence des Theridiosomatidae est d'un certain intérêt biospéologique; c'est un groupe nettement troglophile dans les régions tropicales. On peut espérer que d'autres biospéologues imiteront l'exemple du D^r^ Strinati et nous fourniront les matériaux nécessaires pour comparer la faune certainement riche des grottes néotropicales à celle des autres régions tropicales.

SUMMARY

In this paper are studied the spiders collected by Dr. P. Strinati in 8 caves in Venezuela, Brazil, Uruguay and Argentina. Of Venezuela are described *Wendilgarda guacharo* n. sp. (Theridiosomatidae: typ. loc.: Cueva del Guacharo, Monagas) and *W. miranda* n. sp. (typ. loc.: Cueva Alfredo Jahn, Miranda): they can be distinguished by the ♂♀ genitalia from the known species; still of Venezuela is described *Achaearanea inopinata* n. sp. (Theridiidae: typ. loc.: Cueva Alfredo Jahn, Miranda), near to *A. trinidensis* Levi from which it can be distinguished by embolus and conductor of the ♂ bulbus (♀ unknown). Of Uruguay is described *Pseudotyphistes pennatus* n. gen., n. sp. (Micryphantidae: typ. loc.: Gruta de

Arequita, Lavalleja): the new genus *Pseudotyphistes* belongs to the Erigoninae, group C (following Wiehle, 1960). It has no strict relations with other neotropical genera of the Micryphantidae. The typical species, *P. pennatus* n. sp., has a very peculiar plumiform apophysis on the tarsus of the ♂ palp. Of Argentina is described *Spermophora strinatii* n. sp. (Pholcidae: typ. loc.: Cueva de las Brujas, Mendoza) easily distinguishable from the other known species by the genitalia; she seems somewhat near to *S. maculata* Keyserling. The unknown ♂ of *Loxosceles adelaida* Gertsch is described (found in Brazil). Pictures are given of *Loxosceles lawrencei* di Caporiacco (Venezuela), *Priscula* cf. *paeta* Simon (Venezuela), *Wendilgarda* cf. *clara* Keyserling (Brazil), *Achaearanea* cf. *canionis* (Chamberlin et Gertsch) (Brazil), *Caloctenus* cf. *gracilitarsis* Simon (Venezuela), *Herpyllus* cf. *suavis* Simon (Venezuela) and *Uloborus semiplumosus* Simon (Venezuela).

Riassunto

In questo lavoro vengono studiati i ragni raccolti dal Dr. P. Strinati in 8 grotte di Venezuela, Brasile, Uruguay ed Argentina. Del Venezuela vengono descritte *Wendilgarda guacharo* n. sp. (Theridiosomatidae: loc. tip.: Cueva del Guacharo, Monagas) e *W. miranda* n. sp. (loc. tip.: Cueva Alfredo Jahn, Miranda), distinguibili dalle altre specie per la morfologia dei genitali ♂♀; sempre del Venezuela viene descritta *Achaearanea inopinata* n. sp. (Theridiidae: loc. tip.: Cueva Alfredo Jahn, Miranda), prossima ad *A. trinidensis* Levi, dalla quale è distinguibile per la forma di embolo e conductor del bulbo del ♂ (♀ ignota). Dell'Uruguay è descritto *Pseudotyphistes pennatus* n. gen., n. sp. (Micryphantidae: loc. tip.: Gruta de Arequita, Lavalleja); il nuovo genere *Pseudotyphistes* appartiene alle Erigoninae, gruppo C (seguendo Wiehle, 1960), non ha stretti rapporti con alcun altro genere neotropico dei Micryphantidae; la specie tipica, *P. pennatus* n. sp. ha un'assai singolare apofisi plumiforme sul tarso del palpo del ♂. Dell'Argentina viene descritta *Spermophora strinatii* n. sp. (Pholcidae: loc. tip.: Cueva de las Brujas, Mendoza), agevolmente distinguibile dalle altre specie note per la morfologia dei genitali, sembra un poco prossima a *S. maculata* Keyserling. Il ♂ finora ignoto di *Loxosceles adelaida* Gertsch viene descritto (trovato in Brasile). Vengono date illustrazioni di *Loxosceles lawrencei* di Caporiacco (Venezuela), *Priscula* cfr. *paeta* Simon (Venezuela), *Wendilgarda* cfr. *clara* Keyserling (Brasile), *Achaeraranea* cfr. *canionis* (Chamberlin e Gertsch) (Brasile), *Caloctenus* cfr. *gracilitarsis* Simon (Venezuela), *Herpyllus* cfr. *suavis* Simon (Venezuela) e *Uloborus semiplumosus* Simon (Venezuela).

BIBLIOGRAPHIE

ARCHER, A. A. 1953. *Studies in the orbweaving spiders (Argiopiidae). 3.* Am. Mus. Novit. 1622: 1-27.

BRIGNOLI, P. M. 1972. *Some cavernicolous spiders from Mexico.* Quad. Acc. Naz. Lincei (sous presse).

CAPORIACCO, L. DI. 1955. *Estudios sobre los Aracnidos de Venezuela. 2a parte : Araneae.* Acta Biol. Venez. 1 (16): 265-448.

FAGE, L. 1924. *Araneids from the Siju Cave, Garo Hills, Assam.* Rec. Ind. Mus. 26: 63-67.

GERTSCH, W. J. 1967. *The spider genus Loxosceles in South America (Aran., Scytodidae).* Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 136 (3): 117-174.

LEHTINEN, P. T. 1967. *Classification of the Cribellate spiders and some allied families, with notes on the evolution of the suborder Araneomorpha.* Ann. Zool. Fenn. 4: 199-468.

LEVI, H. W. 1955. *The spider genera Coressa and Achaearanea in America north of Mexico (Aran., Theridiidae).* Am. Mus. Novit. 1718: 1-33.

— 1959. *The spider genera Achaearanea, Theridion and Sphyrotinus from Mexico, Central America and the West Indies (Aran. Theridiidae).* Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. 121 (3): 57-163.

— 1963. *American spiders of the genus Achaearanea and the new genus Echinotheridion (Aran. Theridiidae).* Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. 129 (3): 187-240.

MELLO-LEITÃO, C. de. 1918. *Scytodidas e Pholcidas do Brasil.* Rev. Mus. Paulista 10: 85-144.

— 1922. *Quelques araignées nouvelles ou peu connues du Brésil.* Ann. Soc. ent. Fr. 91: 209-228.

— 1946. *Notas sobre os Filistatidae e Pholcidae.* An. Ac. Bras. Cienc. 18: 39-83.

— 1947. *Aranhas de Carmo do Rio Claro (Minas Gerais) coligidas pelo naturalista José C. M. Carvalho.* Bol. Mus. Nac. Rio (Zool.) 80: 1-34.

SIMON, E. 1892-1903. *Histoire naturelle des araignées.* Paris. I: 1-1084; II: 1-1080.

— 1893. *Arachnides.* In: *Voyage de M. E. Simon au Venezuela.* 21. Ann. Soc. ent. Fr. 61: 423-462.

STRINATI, P. 1968. *Expéditions biospéologiques en Amérique latine.* Stalactite 18 (1): 6-9.

— 1971. *Recherches biospéologiques en Amérique du Sud.* Ann. Spéléol. 26: 439-450.

WIEHLE, H. 1960. *Micryphantidae.* In: *Die Tierwelt Deutschlands.* Jena. 47: XII + 1-620.

— 1967. *Meta-, eine semientelegynae Gattung der Araneae.* Senck. biol. 48 (3): 183-196.

Tome 79, fasc. 1, nº 13: 387-408 — Mars 1972

Besiedlungsgeschichte und Systematik der Astaciden West-Europas unter besonderer Berücksichtigung der Schweiz

von

Richard BOTT
Frankfurt am Main

Mit 4 Tafeln, 8 Textabbildungen und 2 Karten

Der Konservator am Muséum d'Histoire naturelle in Genf (Schweiz), Bernd Hauser, hat mich vor längerer Zeit gebeten, eine Revision der reichen Bestände an Flußkrebsen der Schweiz, die in diesem Museum aufbewahrt werden, durchzuführen. Ich komme diesem Wunsche hiermit nach. Die umfangreiche Sammlung (576 Exemplare aus 158 Fundorten) beruht in erster Linie auf der rührigen Sammeltätigkeit von J. Carl, der in den ersten Jahrzehnten dieses Jahrhunderts unter Einschaltung von zahlreichen Privatsammlern und Fischerei-Institutionen alle Teile der Schweiz nach Flußkrebsen durchforschte. Auch in der Folgezeit wurde die Sammlung durch neue Funde ergänzt. Hierdurch ist gewährleistet, daß ein vollständiges Bild der Verbreitung vorliegt. Insbesondere ist mit Sicherheit anzunehmen, daß Flußkrebse in solchen Gebieten, aus denen keine Befunde nachgewiesen worden sind, auch tatsächlich nicht vorhanden sind, also der negative Befund nicht an mangelnder Sammeltätigkeit liegt. Es ist außerdem von Interesse, daß die beiden Arten, *Orconectes limosus* und *Astacus* (*Pontastacus*) *leptodactylus* (aus Amerika, bzw. Ost-Europa), die in anderen Teilen Europas in den letzten Jahren sehr zahlreich eingeschleppt worden sind und sich vielfach weit verbreitet haben, in der Schweiz fehlen. Dies bedeutet aber nicht unbedingt, daß dies in Zukunft so bleiben muß. Zur Ergänzung der Genfer Sammlung wurden neben den Beständen des Senckenbergmuseums (Frankfurt)

auch die des Naturhistorischen Museums in Wien durch das freundliche Entgegenkommen von G. Pretzmann herangezogen. Dadurch vermehren sich die untersuchten Stücke auf etwa 1000 aus ca. 200 Fundorten.

J. Carl war der erste, der sich eingehend mit den Flußkrebsen der Schweiz befaßte. Seine vorzüglichen Arbeiten (1917, 1920 und einige Manuskripte) bilden die Grundlage der vorliegenden Untersuchung. Sie beschränkt sich aber nicht nur auf eine zeitbedingte Ergänzung, sondern versucht auch den Fragen nach Entstehungszeit, Einwanderungsort und der Bedeutung von Eiszeitrefugien nachzugehen.

In der anschließenden systematischen Übersicht werden folgende Abkürzungen gebraucht:

MGe: Muséum d'Histoire naturelle de Genève. – – MW: Naturhistorisches Museum in Wien. – – SMF: Senckenbergmuseum Frankfurt am Main. – – Go/1: erster Gonopod. Go/2: zweiter Gonopod. – – Mxp/3 dritter Maxilliped.

Die Arten und Unterarten

1. Hinter den Augen jederseits zwei Postorbitalknoten, von denen der hintere zuweilen weniger deutlich ist. Große Tiere . . . . *Astacus astacus*

– –. Hinter den Augen jederseits nur ein Postorbitalknoten, der zuweilen recht lang sein kann. Kleine Tiere . . . . *Austropotamobius* 2

2. Hinter der Cervikalfurche keine Dorne. Index der Scheren gebogen von der Basis bis zur Spitze (Abb. 7), zuweilen nahe der Basis eine kurze gerade Kante. Rostralränder konkav oder gerade, divergierend. Rostraldorne klein. Ende von Go/1 symmetrisch. Basis von Go/2 ohne oder mit schwachem Talon. Panzer und Scheren grobknotig . . . . *Austropotamobius* s. str. 3

– –. Hinter der Cervikalfurche mindestens ein, oft mehrere sehr spitze Dorne, sonst unbedornt. Index der Scherenfinger im basalen Drittel in Berührung mit dem Dactylus (Abb. 8), zuweilen konvex und dann in eine konkave Ausbuchtung des Dactylus passend. Nur die distalen 2/3 nach unten ausgebogen. Seitenränder des Rostrums konvex und divergierend. Ende von Go/1 symmetrisch oder unsymmetrisch. Basis von Go/2 stets mit nach hinten fußartig vorstehedem, meist spitzem und langem Talon, das das Basalgelenk zuweilen weit überragt. Panzer dünn, Scheren knotig . . . . *Austropotamobius (Atlantoastacus)* 4

3. Go/2 mit ausgeprägtem Talon, das das Basalgelenk nur wenig überragt, stumpf . . *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius macedonicus*

– –. Go/2 ohne Talon *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius torrentius*

4. Rostraldorne lang und spitz, schräg nach oben gerichtet, Abstand zwischen Rostraldornenbasis und Spitze etwa 1/3 der Rostrumlänge .Hinter der Cervikalfurche 1-2 Seitendorne. Go/1 mit asymmetrischer Spitze (innerer Abschnitt überragt den äußeren) *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus*

– –. Rostraldorne kurz, zuweilen knötchenartig, Rostrumspitze kurz, nur etwa 1/5 der Rostrumlänge 5

5. Car mit meist weniger als 3 Seitendorne, Ende von Go/1 asymmetrisch, Rostrum sehr kurz, divergierend, Rostraldorne oft knötchenartig, zuweilen fehlend . . . . *Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri*

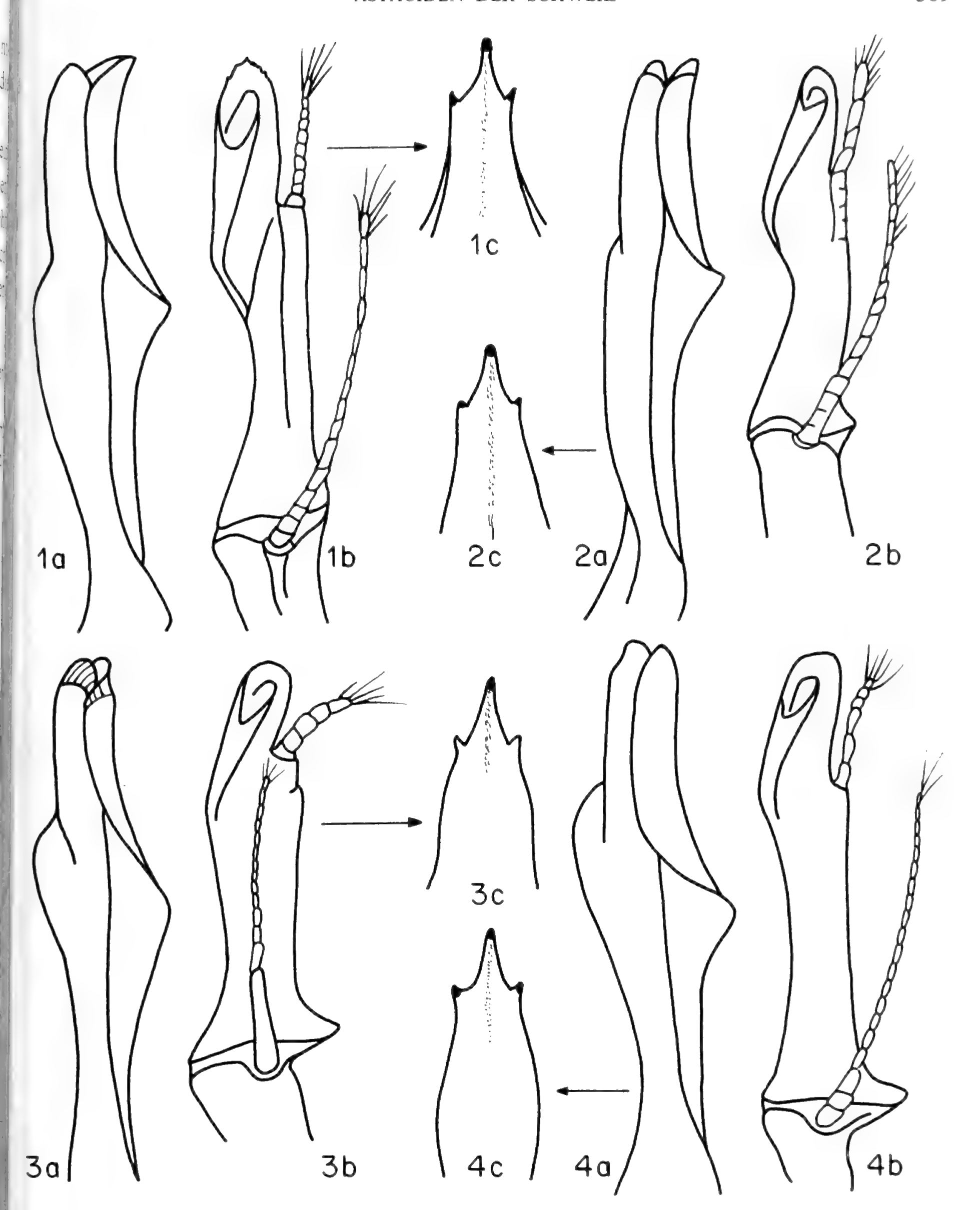


ABB. 1—4.

Erste und zweite Gonopoden, Rostrum.

1. *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius torrentius*, Lorze bei Unterägeri.
2. *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius macedonicus*, Griechenland, Wermion-Gebirge.
3. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes*, Le Brassus.
4. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes*, Graubünden.

– –. Car mit mehr als 2 Seitendorne, Go/1 mit symmetrischer Spitze, Rostrum kurz, Seitendorne deutlich, aber klein, Rostrumspitze etwa 1/5 der Rostrumlänge . . . . *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes*

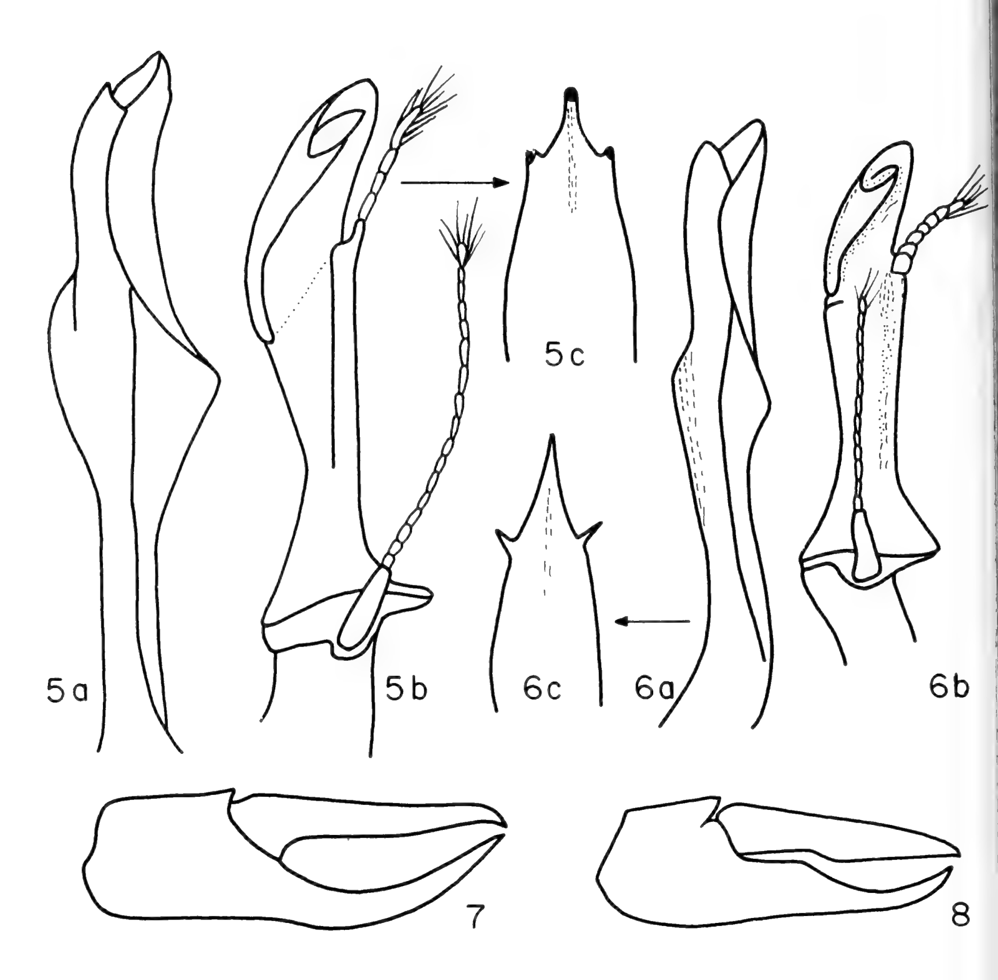


ABB. 5—8.

5. *Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri* n. sp. Maggia-Tal.
6. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus*, Origlio-See.
7. Schematische Scherenform von *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius.*
8. Schematische Scherenform von *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes.*

Die erwähnten Arten leben vornehmlich in Bächen und Flüssen. Funde in größeren Seen (Genfer See, Bodensee) beruhen auf Einschwemmungen aus nahe gelegenen Mündungen.

Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius torrentius (SCHRANK 1803)

Taf. I, Abb. 1, 7.

1803. *Cancer torrentium* SCHRANK, Fauna Boica 3: 247.
1950. *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentium torrentium.* – BOTT, Abh. senckenb. naturf. Ges. 483: 20, T.4 F.1, T.5 F.1-3, Abb. 13, 17. [Lit.].
1962. *Austropotamobius torrentium.* – KARAMAN, Crustaceana 3: 175 [part.: natio torrentium].
1962. *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentium torrentium.* – LAURENT et SUSCILLON, Ann. Station centr. Hydrobiol. appl. 9: 348.

Verbreitung: Nordost-Schweiz, Südwest-Deutschland, Nordwest-Österreich.
Fundorte in der Schweiz:

ST. GALLEN: Azenhozzerbach bei Häggenswil (4 ♂. MGe 1—4, Bösch-Koller 13.9.1917). -- Gegenbach bei Hudelmoos, Muolen (2 ♂ 7 ♀ MGe 13—21, Eigenmann). -- Lachen-Vonwil (7 ♂ 1 ♀ MGe 40—47, Bösch-Koller, 12.6.1917). -- Oberuzwil (6 ♂ MGe 94—99). -- Oberbüren, schnellfließender Zufluß des Glatt (2 ♂ 6 ♀ MGe 113—122, Kemper, 10.8.1917). -- Bach bei Niederhelfenswil (2 ♂ MGe 206—208, H. Kemper, 10.7.1971). -- Romanshorn, Bodensee, 25 m Tiefe (1 ♂ MGe 210, Zeller, 25.10.1920). -- desgl. (1 ♂ 1 ♀ MGe 232, 234, Schweizer, 2.11.18, 26.9.1917). -- Falltürlibach bei Arbon (2 ♂ 2 ♀ MGe 139—142, Surbeck). -- Hagerbach bei Häggenswil (2 ♂ 1 ♀ MGe 152—154, Bösch-Koller).

ZUG: Krebsbächli bei Baar (2 ♀ MGe 5, 6, J. Speck, 22.9.1917). -- Lorze, Aegeri-See, 500 m (5 ♂ MGe 7—11, J. Speck, 24.7.1916). -- Bächlein bei Oberrisch (5 ♂ 4 ♀ MGe 123—131, J. Speck, 11.9.1917). -- Lorze bei Unteraegeri am Aegerisee (4 ♂ 3 ♀ MGe 166—174, J. Speck, 11.9.1917). -- Aabach bei Böschenroth, südl. Oberrisch (3 ♀ MGe 175—177, J. Speck, 4.10.1917). -- Schwarzenbach bei Allenwinden, Baar (3 ♂ 2 ♀ MGe 181—183, 204—205, J. Speck, 21.6.1917). -- Sagenbach bei Rothkreuz (5 ♂ 1 ♀ MGe 224—229, J. Speck, 21.6.1917).

THURGAU: Bach bei Eschikofen, Nebenbach der Thur (3 ♂ MGe 30—32, M. Zeller, 25.6.1917). -- Birwinken und Leimbach, Nebenbach der Thur (6 ♂ 7 ♀ MGe 100—112, A. Zimmermann). -- Nebenbach des Geisslibaches bei Diessenhofen (3 ♂ MGe 155—157, A. Zimmermann). -- Gaisbergbächli, Thur (2 ♂ 2 ♀ MGe 158—161, P. Siegenthaler, 12.9.1917). -- Uttwil-Bach (4 ♀ MGe 162—165, W. Ammsohn, 25.7.1917). -- Nebenbach der Thur bei Bussnang, in den Amliko mündend (4 ♂ 9 ♀ MGe 191—203, H. Ruutz, 25.7.1917). -- Geislibach (1 ♂, MGe 211, 4.10.1917). -- Lauche bei Stettfurt (1 ♂, MGe 212, Wegelin, 1912). -- Geislibach bei Diesenhofen (1 ♂ 1 ♀ MGe 213—214, A. Zimmermann, 17.7.1916). -- Brühziler oder Niederbürenbach, Unterlauf (2 ♂, MGe 230, 231, P. Siegenthaler). -- Murg bei Frauenfeld (1 ♂ MGe 209, Wegelin, 12.7.1917).

AARGAU: Aabach, Ausfluß des Halzilsees, Seon (7 ♂ MGe 33—39, A. Wirz).

ZÜRICH: Reppisch, Birmenstorflandikon, Rosenberg (3 ♂ 4 ♀ MGe 22—29, Strohl). -- Schwarzenbach bei Buchenloo (7 ♂ 4 ♀, Strohl). -- Mühlenbach bei Richterswil (7 ♂ 7 ♀ MGe 80—93, Strohl, 9.10.1917). -- Affoltern a.A., Seitenbach des Sonnebaches (3 ♂ 2 ♀ MGe 143—146, Strohl, 3.6.1918). -- Krebsbach bei Oberrieden (3 ♂ 2 ♀ MGe 147—151, Strohl, 27.8.1917). -- Rapperswil am Züricher See (1 ♂ 2 ♀ MGe 178—180, G. RRuegg, 10.10.1971). -- Rapperswiler Stadtbach, Gewerbekanal, im Grüt (2 ♂ 2 ♀ MGe 235—238, C. Ruegg).

LUZERN: Meggen bei Luzern (4 ♂ 3 ♀ MGe 142—138, H. Bachmann, 26.5.1918). -- Sursee (1 ♀ MGe 233, Fellmann, 2.8.1917, Vergl. unter Aargau).

SCHWYZ: Seewen, Abfluß des Lauerzer Sees, Ibach (3 ♂ 4 ♀ MGe 184—190, K. Elsener. -- 1 ♂ MGe 576, V. Aellen, 28.6.1964).

SCHAFFHAUSEN: Biberbach, Wattgraben (3 ♀ MGe 68—70, F. Maerklin).

Fundorte außerhalb der Schweiz:

Abfluß des Ausees. Bad Ausee (viele ♂ und ♀ MW). -- Attersee (6 ♂ 10 ♀ MW). -- Steinbach am Attersee (sehr viele ♂ und ♀ MW). -- Wiener Markt (1 ♂ MW). -- Schwanegg, südöstlich Ausee (3 ♂ MW). -- Ailsbach, Behringsmühle, Oberfranken (8 ♂ SMF 1380). -- Niedernhausen, Taunus (12 ♂ 8 ♀ SMF 1381). -- Hornau bei Höchst, Vordertaunus (3 ♂ 4 ♀ SMF 1385). -- Rückersbach, Spessart (1 ♂ SMF 1383). -- Braubach, Rhein (1 ♂ SMF 1382). -- Sulzfeld in Baden (1 ♂ 1 ♀ SMF 1879).

Bemerkungen: Bei allen vorgenannten Exemplaren fehlt, soweit es ♂ sind' ein Talon. Hieraus ergibt sich ein zusammenhängendes Vorkommen der Art im südwestdeutschen und ostschweizer Raum. Übergänge sind nicht festzustellen. Nach LAURENT et SUSCILLON (1962) kommt die Art nicht in Frankreich und damit auch nicht im Elsaß vor. Es besteht also eine offensichtlich scharfe Grenze am Oberrhein. der Aare bis etwa Aarau und von hieraus längs des 8. Längengrades bis zu den Zentralapen. Ob die bisher bekannt gewordenen Vorkommen in Ost-Deutschland, West-Rußland, Polen, Tschechoslowakei auch hierher gehören, kann aus Mangel an Material nicht festgestellt werden. KARAMAN (1962) unterscheidet nicht zwischen *torrentius* s. str. und *torrentius macedonicus*, sodaß sich die von ihm angegebenen Funde im östlichen Bereich Europas auch *macedonicus* betreffen können.

Innerhalb der Schweiz sind zwei getrennte Gruppen von Fundorten festzustellen, eine nördliche, südlich des Bodensees, und eine südliche im Bereich der zentralschweizer Seen. Dazwischen fehlen Funde in einer breiten Zone. Wenn es sich herausstellen sollte, daß hier tatsächlich keine Krebse vorkommen, könnten

beide Krebsgebiete aus unterschiedlichen Eiszeitrefugien hergeleitet werden. Dann wäre eine entsprechende Rassenbildung nicht auszuschließen, wenn auch Anzeichen in morphologischer Hinsicht nicht festgestellt worden sind.

Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius macedonicus (Karaman 1929)

Abb. 2, 7.

1929. *Potamobius torrentium macedonicus* Karaman, Glasnik Zemalj Muz. 41: 149, Abb. 6.
1950. *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentium macedonicus.* – Bott, Abh. senckenberg. Ges. 483: 21, Abb. 9, 18.
1962. *Austropotamobius torrentium.* – Karaman, Crustaceana 3: 178, Abb. 29—33 [part.: natio danubicus + natio macedonicus].
1967. *Austropotamobius torrentium.* – Bacescu, Fauna Romania 4 (9): 209.

Verbreitung: Balkan (Griechenland, Rumänien, Jugoslawien, Albanien, außer Dalmatien, Ungarn, Bulgarien), Süd-Ost-Österreich; vermutlich auch Ostdeutschland, Tschechoslowakei, Polen, West-Rußland.

Fundorte innerhalb der Schweiz nicht bekannt.

Fundorte außerhalb der Schweiz:

Voslau südl.-Wien (1 ♂ MW). -- Cilli, Süd-Österreich (1 ♂ MW). -- Plattensee (1 ♂ MW). -- Zeltweg, Süd-Österreich (3 ♂ 1 ♀ MW). -- Hammersbach bei Ybbs, Österreich (2 ♂ 1 ♀ MW). -- Trebinje, Herzegowina bei Mostar (1 ♂ MW). -- Gießhübl, Schassersprung, bei ? Karlsbad (2 ♂ 5 juv.). -- Saloniki (4 ♂ MW). -- Trektani, Nord-Albanien (4 ♂ 3 ♀ MW). -- Voegrad, Bosnien (1 ♂ 1 ♀ MW). -- Rumänien, Banat, Susara, Nebenfluß der Nera (viele ♂ und ♀ SMF 4034, Baranescu). -- Macedonien, Han Abdipascha (1 ♂ SMF 1384). -- Griechenland, Wermiongebirge (5 ♂ 7 ♀ SMF 5832 Kinzelbach). -- Nicolatal bei Hudowa, ? Ungarn (1 ♀ SMF 1387). -- Tkalca jama, Rakov Skocjan, bei Postojna, Slowenien (1♂ MGe, V. Aellen u. P. Strinati, 27 9 1971).

Bemerkungen: Wenn man, wie üblich, unter einer Unterart eine Gruppe von Tieren versteht, deren Merkmale sich an den Grenzgebieten gegenüber der zugehörigen Art überlappen und allmählich von der einen Ausbildungsform in die andere übergehen, so ist der vorliegende Fall von *torrentius macedonicus* als ein Musterbeispiel hierfür anzusehen. Im Westen des Alpenvorlandes, also in der Schweiz, Süddeutschland und S-W-Deutschland fehlt ein ausgeprägtes Talon an der Basis des 2. Gonopoden (*torrentius* s. str.), südlich der Alpen ist es stets, wenn auch mit wechselnder Deutlichkeit, vorhanden (*torrentius macedonicus*). In dem verbindenen Verbreitungsgebiet sind Übergänge vorhanden, die oft als

Überlappungen in Erscheinung treten. Dies trifft auch für die übrigen, besonders von KARAMAN (1962) hervorgehobenen Merkmale zu, wie etwa die abnehmende Rauhigkeit des Cephalothorax, die Verkürzung der Rostraldorne, die Abnahme der Dornzahl am Innenrand des Merus des Mxp/3. Die von KARAMAN mit dem Namen natio danubicus bezeichnete Ausbildungsform betrifft in etwa den Übergang zwischen *torrentius* s. str. und *macedonicus*, wenigstens insoweit sie die sehr variablen Habitus-Merkmale betreffen. Die Grenze zwischen den beiden Talon-Formen liegt weiter nördlich, etwa am Kamm der Ost-Alpen, nördlich: *torrentius* s. str., südlich: *macedonicus*, mit Verbindung rund um den östlichen Alpenrand südöstlich von Wien. In dem ausgedehten Verbreitungsgebiet der Unterart sind noch zusätzliche Rassenbildungen als infrasubspezifische Erscheinungen, etwa in einzelnen, abgeschlossenen Flußsystemen, nicht ausgeschlossen. Um diese, aber meist nur statistisch erfaßbaren Besonderheiten nachzuweisen, sind sehr große Zahlen von Individuen aus einem sehr engmaschigen Netz von Aufsammlungen erforderlich, von deren Verwirklichung wir noch weit entfernt sind. Die bisher bekannte Anzahl von Fundorten und Individuenzahlen aus dem Donauraum reichen bei Weitem nicht aus.

Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes (LEREBOULLET 1858)

Taf. II, Abb. 3, 4, 8.

1858. *Astacus pallipes* LEREBOULLET, Mém. Soc. Sci. nat. 5: 7, T.2, T.3, Fig. 3, 3*a*—*d*.
1950. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes*. – BOTT, Abh. senckenberg. naturf. Ges. 483: 21, T.4 F.2, T.5 F.4, T.6 F.1, Abb. 14, 19 [Lit.].
1962. *Austropotamobius pallipes pallipes*. – KARAMAN Crustaceana 3: 178.
1962. *Austropotamobius pallipes bispinosus*. KARAMAN Crustaceana 3: 180, Abb. 7, 11 [non *pallipes*: = *Cambaroides schrenckii* (KESSLER 1874)].
1963. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes*. – LAURENT et SUSCILLON, Ann. Station cent. Hydrobiol. appl. 9: 337, Abb. 3 (3), 4, 5, 6 (3), Karte 1.

Verbreitung: England, Frankreich, Westschweiz und Graubünden, Korsika, ?-S-Italien.

Fundorte in der Schweiz:

GENF: Stadtgebiet, Montchoisy (2 ♂ 1 ♀ MGe 265—267, Naville). – – Genf, La Seymaz-Bach bei Vandœuvres, unterhalb der Nervenklinik „Bel Air" (1 ♀ MGe 323, J. Carl). – – Genf, La Drize (2 ♂ 6 ♀ MGe 370—377). – – Genf, Eaux-Vives, Bébé-plage (1 ♀ MGe 391, Schweizer, 5.5.1968). – – Genf, Jetée des Eaux-Vives, 6 m Tiefe (1 ♂ MGe 569, R. Howald, 29.11.1970). – – La Belotte im Genfersee, 30 m tief (1 ♂ MGe 571, 24.11.1948). – – Im Genfer See, 70 m tief (1 ♂ MGe 573, 9.1949). – – Genfersee, Genève-plage, 30 m tief (1 ♂ MGe 574, 29.11.1949).

WAADT: Forel bei Lucens (1 ♀ MGe 248, P. Murisier, 9.8.1917). -- Bressonnaz bei Moudon, Moltaz-Kanal zum Broye (3 ♂ MGe 259—261, Murisier, 9.7.1917). -- La Sarraz, Nebenfluß des Nozon bei St.-Loup (2 ♂ 1 ♀ MGe 311—313, P. Murisier, 4.6.1917). -- L'Orbe, bei Le Brassus, 1050 m (17 ♂ 4 ♀ MGe 55—67, 324—331, P. Murisier, 17.—19.5.1917). -- Buchillon, Genfer See, 55 m tief (1 ♂ 385, R. de Lessert, 1920). -- Le Chenit, Joux-Tal, im Orbfluß, Chez-le-Maître, 1000 m (9 ♂ 8 ♀ MGe 392—408, P. Murizier, 21.5.1917). -- Lausanne, Botanischer Garten (3 juv. MGe 414—416, Murisier). -- Le Talent bei Echallens (juv. MGe 417—421, Murisier). -- Bief-Bach bei Morges (5 ♂ MGe 456—460, Morax). -- Buchillon, Genfer See, in einem Netz, 40 m tief, 200 m vom Ufer entfernt (1 juv. ♂ MGe 468, R. de Lessert, 16.12.1918). -- Vor Ouchy im Genfer See, Creux „La Finne", in einem Netz in 25—30 m Tiefe (1 ♂ MGe 476, Murisier, 14.11.1917). -- Rolle, im Genfer See, 40 m tief (2 ♂ MGe 332, 384, J. Beck, Herbst 1945). -- Nebenbach des Arnon (3 ♂ 2 ♀ MGe 422—426, Vouga). -- Chevalançons-Bach bei Champagne, Grandson (1 ♂ MGe 383, P. Murisier). -- Marais de Baulmes bei Yverdon (6 ♂ 1 ♀ MGe 477—483, P. Murisier, 16.5.1917).

NEUENBURG: Bei la Sagne, Bied-Bach (4 ♂ 3 ♀ MGe 314—320). -- Le Seyon, Val-de Ruz (8 ♂ MGe 378—382, 17.10.1917). -- Neuenburg, Hafen (1 ♂ MGe 491, V. Aellen, 1945). -- Noiraigue (1 ♂ 1 ♀ MGe 492—493, V. Aellen, 1951).

FREIBURG: La longivue bei Farvagny (1 ♂ MGe 268). -- Chavannes-les-Forts (1 ♂ MGe 289, M. Gallay). -- La-Sonnaz-Bach bei Lossy und La Corbaz, Richtung Schniffenen See (1 ♂ MGe 294, M. Bossy). -- Neyrigue-Fluss nahe bei der Einmündung vom Argile (2 ♂ MGe 295, 296, E. Savary).

BERN: Montagne de Diesse (13 ♂ 1 ♀ MGe 269—282, A. Mathey). -- Nods (2 ♂ 1 ♀ MGe 255—258, A. Mathey). -- Bach im Jura, von einem Wilddieb beschlagnahmt (16 ♂ MGe 353—368, J. Benguerel, 1.12.1917). -- L'Orvine, Orvin (2 ♂ 2 ♀ MGe 435—438, A. Mathey). -- La Suze, Renan (2 ♀ MGe 439, 469, G. de Morsier und Rosselet, 24.3.1918). -- Langeten-Bach bei Madiswill (3 ♂ MGe 386—388, H. Egger, 15.11.1917).

SOLOTHURN: Lützel am Büsserach (1 ♀ MGe 290, J. Bloch). -- Lützel bei Büsserach (1 ♀ MGe 430, A. Zuber, 3.6.1918). -- Brügglen, Mühlenbach, Bucheggberg, rasch fliessender Quellbach (1 ♂ 1 ♀ MGe 309, 310). -- Gretzenbach (2 ♂ MGe 349, 350, J. Bloch). -- Subingen (1 ♀ MGe 484, J. Bloch, 17.7.1917). -- Eichbach bei Schnottwil (1 ♂ MGe 526, J. Bloch, 10.5.1917).

LUZERN: Pfaffern-Bach bei Pfaffnau (2 ♀ MGe 321, 322, Fischer-Siegwart, 18.11.1917).

AARGAU: Mölin, Dorfbach (1 ♀ MGe 389, F. Böni).

Basel-Land: Liestal, Industriekanal (1 ♂ MGe 247, E. Handschin). -- Violenbach, Nebenbach der Ergolz bei Baselaugst münden (1 ♂ MGe 299). -- Liestal, Orisbach, Nebenbach der Ergolz (1 ♂ MGe 333, W. Schmassmann). -- Ergolz bei Lausen (1 ♂ MGe 390).

Graubünden: Schleuis, Bächlein aus einem Ried, in den Vorderrhein mündend (2 ♂ 1 ♀ MGe 244—246, C. Tarnuzzer, 7.5.1917). -- Fürstenau bei Sils i.D., Sumpfbächlein (2 ♂ 4 ♀ MGe 249—254, K. Heinz, 30.6.1917). -- Bonaduz, Dorfbach (2 ♂ 1 ♀ MGe 262—264, Degliaconi, 24.11.1917). -- Abfluss des Canova-Sees, Rodels, 786 m (2 ♂ 1 ♀ MGe 291—293, 8.5.1917). -- Castrisch (Isla) bei Ilanz (4 ♂ 1 ♀ MGe 297—298, 334—336, A. Weber und C. Lutz). -- Castrisch (Isla), Sumpfbach im Schleuiser Gebiet (4 ♂ 1 ♀ MGe 343—348, A. Weber und C. Lutz). -- Palis bei Disentis, rasch fliessendes Bächlein mit Forellen und mit Kiesgrund (2 ♂ 1 ♀ MGe 300—302, K. Hager). -- Luzein, Prättigau, Wiesenbach, 1000 m (1 ♂ 5 ♀ MGe 303—308, J. Klaas). -- Masein bei Thusis, Heinzenberg (4 ♂ 1 ♀ MGe 409—413, K. Heinz). -- Ilanz (3 ♂ MGe 427--429, Tarnuzzer, 7.5.1917). -- Strada, Ilanz, Senhauser-Gebiet (2 ♂ 3 ♀ MGe 461—465, A. Weber und C. Lutz). -- Zizers, Sumpfbach (6 juv. ♂, ♀, 470—475, A. Weis). -- Grüsch (Prättigau), Nebenbächlein des Tersier-Baches (1 ♂ 5 ♀ MGe 485—490, Tarnuzzer, 11.6.1917).

Außerhalb der Schweiz:

Haute-Savoie: Le Châble (3 ♂ 5 ♀ MGe 72—79). -- Cluses (2 ♂ 1 ♀ MGe 241—243 Leuba).

Bemerkungen: Die Verbreitung dieser Art in der Schweiz ist von besonderer Bedeutung. Im NW grenzt sie an den Siedlungsraum von *torrentius*, ohne daß bisher ein gemeinsames Vorkommen beider Arten in dem gleichen Gewässer bekannt geworden ist. Hier stoßen nicht nur zwei Arten, sondern die Vertreter zweier Untergattungen aneinander, von denen eine unterschiedliche Besiedlungsrichtung, von Westen und von Osten her, angenommen wird. Außerdem sind für *pallipes* zwei getrennte Gebiete erkennbar, die durch krebsfreie, wenn auch nicht besiedlungsfeindliche Räume getrennt sind. Das nordwestliche, größere Vorkommen steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der ausgedehnten Verbreitung in Frankreich, der südliche, in Graubünden, ist völlig isoliert. Wenn man die nordwestliche Verbreitung noch als Neubesiedlung nach der Eiszeit von Frankreich her erklären könnte, so ist dies in der Graubündener Insel nicht möglich. Hier muß eine Überdauerung in Glazialrefugien angenommen werden, wie sie für andere Tiergruppen, besonders Insekten, bereits herangezogen worden sind. Das Fehlen von Flußkrebsen im Rhonetal und Rheintal steht im Zusammenhang mit dem Fehlen von Refugien in diesen Gebieten. Die in beiden

Tälern in der Eiszeit einst vorhandenen, besonders mächtigen Gletscher haben alle voreiszeitlichen Reste von Lebewesen vernichtet, während in den anderen, heute von Flußkrebsen besiedelten Gebieten, Glazialrefugien nachgewiesen werden konnten. Dies gilt nicht nur für Graubünden, sondern auch für den Tessin und besonders für den Jura und Savoyen.

Es ist naheliegend zu vermuten, daß die isolierten Graubündner Tiere bereits morpholgische Besonderheiten hätten im Vergleich zu denen der Nordwest-Schweiz. Dies konnte aber mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden. Hieraus ist zu entnehmen, daß die Art schon vor der Eiszeit so gleichmäßig geprägt war, daß Sonderentwicklungen infolge von Isolierung, nicht ausgebildet worden sind. Dies ist insofern nicht verwunderlich, als auch LAURENT et SUSCILLON (1962) in ihren umfangreichen Untersuchungen für das weit ausgedehntere Gebiet von Frankreich keine Rassen haben feststellen können.

Dies schließt aber nicht aus, daß möglicherweise Unterschiede im physiologischen Verhalten bei der Fortpflanzung bestehen oder sich anbahnen, worüber aber keinerlei Untersuchungen bestehen. Vielleicht kann der Hinweis, daß die Tiere aus Graubünden meist nur einen, selten zwei Cervikaldorne haben, im Gegensatz zu meist mehr als zwei bei den Tieren aus dem Nordwesten der Schweiz, in dieser Richtung gesehen werden.

Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus (FAXON 1914)

Taf. III, Abb. 6.

1914. *Astacus pallipes italicus* FAXON, Mem. Mus. comp. Zool. 40 (8): 407, T.8 F.7.
1950. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus.* – BOTT, Abh. senckenberg. naturf. Ges. 483: 22, T.5 F.5, 6, T.6 F.2, Abb. 20 [Lit.].
1962. *Austropotamobius italicus italicus.* – KARAMAN, Crustaceana 3: 180, Abb. 1, 4, 5, 6, 8, 12—16, 18, 19, 21—26.
1962. *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus.* – LAURENT et SUSCILLON, Ann. Station cent. Hydrobiol. appl. 9: 343, Abb. 3/1, 6/1.

Verbreitung: Oberitalien, Dalmatien; (? Frankreich: Vaucluse).
Fundorte: Schweiz, Tessin, Origlio-See bei Lugano (3 ♂ 4 ♀ MGe 440—446).

Außerhalb der Schweiz:

Toscana (1 ♀ MW). -- Isonzo (5 ♂ 1 ♀ MW). -- Görz (3 ♀ MW). -- Triest (3 ♂ 2 ♀ MW). -- Dalmatien (2 ♂ 1 ♀ MW). -- Vrlika-Fluss (12 ♀ MW). -- Narenta (6 ♂ 3 ♀ MW). -- Vrana-See (3 ♂ 2 ♀ MW). -- Veglia (2 ♂ 2 ♀ MW).

Bemerkungen: Hiermit wird zum ersten Mal *italicus* für die Schweiz nachgewiesen. Die vorliegenden Stücke tragen die kennzeichnenden Merkmale mit auffälliger Gleichmäßigkeit, ohne daß irgendwelche Variationen festzustellen sind.

Der Fundort liegt innerhalb des Areals von *berndhauseri*, Übergänge sind weder von der einen noch der anderen Seite vorhanden, sodaß hier nicht von subspezifischem Charakter gesprochen werden kann. Verfolgt man jedoch die Vorkommen von *italicus* nach Süden, sei dies auf der Apenninenhalbinsel bis nach Calabrien oder längs der dalmatinischen Küste, so treten die für *italicus* ausschlaggebenden Merkmale immer mehr zurück und machen denen von *pallipes* Platz. Dies trifft nicht nur für den Habitus, etwa die Form des Rostrums und dessen Bestachelung, zu, sondern auch für das Ende des ersten Gonopoden. Es verliert seine Asymmetrie, die durch Symmetrie ersetzt wird, dem wesentlichen Merkmale von *pallipes* s. str. Hier ist also subspezifischer Charakter unverkennbar. Wenn man weiterhin berücksichtigt, daß auf Korsika nur *pallipes* nachgewiesen worden ist, und dieses Vorkommen in den Seealpen seine Fortsetzung findet, so unterstützen diese Tatsachen, *italicus* als Unterart von *pallipes* aufzufassen. Übrigens haben kürzlich LAURENT und SUSCILLON am Südrande des französischen Verbreitungsgebietes von *pallipes*, in der Nähe von Avignon in einem beschränkten Raum von Vaucluse Tiere gefunden, die teilweise in der Ausbildung des Rostrums Ähnlichkeiten mit *italicus* aus Oberitalien aufweisen, aber wieder in andereren Merkmalen oder an anderen Stücken mit *pallipes* aus der Umgebung der Fundorte übereinstimmen. Diese, als „forma italicus“ zu bezeichnenden, Exemplare, lassen ebenfalls den subspezifischen Charakter von *italicus* erkennen. Es sind also bis jetzt keinerlei Fakten bekannt geworden, *italicus* als eigene Art auffassen zu müssen, wie KARAMAN (1962) meint.

KARAMAN hat 1962 eine neue Unterart, *Austropotamobius* (?) *italicus carsicus*, aus Gewässern der Herzegowina, die nahe der Meeresküste entspringen, beschrieben. Die Kennzeichnung ist sehr kurz, besteht im Wesentlichen nur auf dem Hinweis, daß der Cephalothorax sehr breit ist, was aber möglicherweise auf den starken Kalkgehalt der Wohngewässer beruhen könnte, da ähnlicher Habitus auch bei Tieren aus dem Schweizer Jura bekannt ist. Wenn auch in diesem speziellen und abgeschlossenen Lebensraum durchaus Sonderformen möglich sind, so ist im vorliegenden Falle aber eine exakte Beurteilung nicht möglich, weil Angaben über einen genauen Locus typicus, die Festlegung eines Holotypus und dessen Aufbewahrungsort fehlen. Im Wiener Museum konnte ich zwar Stücke einsehen, die diesen Namen tragen und sogar als Paratypen bezeichnet sind, eine Festlegung, die unrichtig ist, da in der Originalbeschreibung keinerlei Materialangaben gemacht worden sind. Es wäre durchaus denkbar, daß es sich um einen Restbestand einer alten Besiedlung handelt, der in den Höhlengewässern überdauert hat oder von höher gelegenen Arealen durch diese Höhlen herabgekommen ist. Hierfür reicht aber weder die Kennzeichnung noch das verfügbare Material aus. Die Unterart erinnert übrigens im Habitus viel mehr an *pallipes* als an *italicus*.

Die aus Zentral-Spanien bekannt gewordene Unterart, *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes lusitanicus* (MATEUS, 1934) ist von *italicus* s. str. kaum zu trennen. Erst eingehende Untersuchungen von spanischem und portugisischem Material kann diese Frage klären, da offenbar in Ostspanien noch *pallipes* s. str. zu vermuten ist. Es wäre von besonderem Interesse, wenn man feststellen könnte, ob hier auch getrennte Verbreitungsareale oder Übergänge vorhanden sind. Die Untersuchungen von ALVAREZ (1968) reichen hierfür noch nicht aus.

Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri n. sp.

Taf. IV, Abb. 5.

Diagnose: Go/1 mit asymmetrischer Spitze, Rostrumspitze kurz, mit winzigen, oft nur knötchenartigen Seitendornen, Ränder nach hinten deutlich divergierend. Meist nur ein oder 2 Dorne hinter der Cervikalfurche. Merus von Mxp/3 auf den ganzen Innenkante bedornt (5—8), der erste Dorn vielfach größer als die übrigen.

Beschreibung: Car rauh und glänzend mit sehr tiefer und vollständiger Cervikalfurche, hinter der sich 1—2 spitze Dorne befinden. Nur eine langgestrecke Postorbitalleiste, deren hinterer Abschluß etwas angeschwollen ist. Rostrum nach hinten divergierend mit kurzer Spitze (etwa 1/5 der Rostrumlänge) und kurzen, oft nur knötchenartigen Seitendronen. Scheren kräftig mit rauher Oberfläche, Scherenfinger schlank, Index basal hoch und mit dem Dactylus in kontakt, die distalen 2/3 des Index nach unten ausgebogen, den Dactylus nicht berührend, hier beide Finger klaffend. Epistom mit zwei getrennten Dornen hinter der grünen Drüse. Merus von Mxp/3 an der ganzen Innenkante bedornt, aber mit bedeutend größerem Anfangsdorn (etwa 4—6 Dorne). Die gegenüberstehenden, löffelförmigen Enden von Go/1 ungleich lang, das innere deutlich überragend, Längskante kammartig. Go/2 mit relativ kurzem tütenförmigen Endabschnitt am Endopoditen, Innenfläche weichhäutig, häufig mit angedeutetem Quergelenk. Palpus etwa 5-gliedrig, das Ende des Endopoditen nicht überragend, Exopodit schlank, vielgliedrig, die basalen Glieder zu einem einheitlichen, etwas verdicktem, schlank-flaschenförmigen Stück verwachsen. Der Exopodit reicht bis zur Basis des Palpus. An der Basis des Endopoditen ein deutliches, nach hinten gerichtetes, menschenfußähnliches Talon, das die Ansatzfläche des vorletzten Gliedes etwa um die gleiche Breite überragt. Rostrum mit kurzem Mittelkamm.

Maße: Länge 93 mm, größte Breite 27 mm, Länge des Rostrums 14 mm, Spitze 2,5 mm, größte Breite 6 mm (Holotypus).

Locus typicus: Schweiz: Tessin; Maggia-Tal, Roggio di Gordovio.

Verbreitung: Schweiz, Tessin und Süd-Graubünden.

Material: Tessin, Roggio di Gordevio, Maggia-Tal, 400 m (1 ♂ Holotypus MGe 283, 4 ♂ 1 ♀ Paratypoide MGe 284—288, A. Giugni-Polonia, 2 ♂ Paratypoide, SMF 5848, H. Schröder). -- Tessin, Balladrume, Mühlbach zwischen Arcegno und Ronco sopra Ascona, 400 m (4 ♂ Paratypoide, MGe 431—434, A. Giugni-Polonia, 1917). -- Tessin, Chiasso, Faloppia-Bach, 240 m (1 ♀ Paratypoid, MGe 575, C. Besuchet, 2.6.1969). -- Tessin, Bosco über Cugnasco, Cescota-Bach, 3000 m (2 ♂ Paratypoide MGe 239—240, A. Giugni-Polonia, 1917). -- Graubünden, Zillis, Sumpfbächlein der Mühle (7 ♂ 8 ♀ Paratypoide MGe 338—342, MGe 351, C. Tarnuzzer, 7.5.1917; MGe 447—455, K. Heinz, 27.6.1917).

Bemerkungen: Die hier beschriebenen Tiere werden als eine eigene Art aufgefaßt, weil keinerlei Übergänge, weder zu den nördlichen (*pallipes*) noch zu den südlichen Vorkommen (*italicus*) bestehen. Sie bewohnt heute ein deutlich umschriebenes Areal. Wenn auch die Nordgrenze über das Gebirgsmassiv der Adula-Alpen hinausreicht und die Art auch im Gebiet des Hinterrheins vorkommt, so ist dies auf ein relativ junges Anzapfen des einst nach Süden oder Osten entwässernden oberen Hinterrheins zurückzuführen. Die Ausbreitungsgrenze nach Süden wird in den Süd-Tessiner Refugien vermutet. Siehe auch die Bemerkungen unter *italicus*.

Die Art wurde nach dem Konservator des Naturhistorischen Museums in Genf, Bernd Hauser, benannt, dem ich die technischen Voraussetzungen für die vorliegende Untersuchung verdanke. Insbesondere hat er keine Mühe gescheut, die mit der Hand geschriebenen Fundorte genau zu lokalisieren.

Astacus (Astacus) astacus (LINNAEUS 1758)

1758. *Cancer astacus* LINNAEUS, Systema naturae, 10. Aufl. 1: 631.
1950. *Astacus (Astacus) astacus.* – BOTT, Abh. senckenb. naturf. Ges. 483: 7, T.1 F.1, 4, T.3 F.1—4, Abb. 4, 8, 9 [Lit.].
1962. *Astacus (Astacus) astacus.* – KARAMAN, Crustaceana 3: 183, Abb. 46, 47, 50—52, 54—56, 58.
1962. *Astacus (Astacus) astacus.* – LAURENT et SUSCILLON, Ann. Station cent. Hydrobiol. appl. 9: 338.
1963. *Astacus (Astacus) astacus astacus.* – KARAMAN, Hydrobiologia 22: 114, T.1 F.2.
1967. *Astacus astacus.* – BACESCU, Fauna romania, Crust., 4 (9): 188, Abb. 93, 94A.

Fundorte in der Schweiz:

Schwarzenbach bei Rafz, Zürich (1 ♂, MGe 496, Strahl, 23.12.1917). -- Fischbach bei Kefikon, Gachnang, Thurgau (1 ♀ MGe 497, H. Wegelin, 12.7.1917). -- Genfer See, bei Chambésy (1 ♀ MGe 498, G. Cuénod, 2.9.1938). -- Rickenbach und Ellikerbach, Winterthur (4 ♂ 2 ♀ MGe 499—501, 524, 535, 536, Strohl). -- Soppensee, Buttisholz, Luzern (1 ♂ MGe 502, Fehlmann). -- Wil, St.-Gallen, Stadtweiher (1 ♂ 3 ♀ MGe 503—507, Rauchle, 29.11.1917). --

Seelisberger See, Uri (12 ♂ 4 ♀ MGe 508—514, 543—546, 547—551, B. Huber). -- Wahlenbach zwischen Allmendingen und Wahlen, Thun, Berner Oberland (1 ♂ 2 ♀ MGe 517—519, A. Hadorn). -- Altwasser des Rheins, St.-Gallen (4 ♂ MGe 520—523, Juni 1906). -- Suhr zwischen Sursee und Sempachersee, Luzern (1 ♂ MGe 525, Fehlmann). -- Mauensee, Luzern (2 ♂ 1 ♀ MGe 527—529, Fehlmann). -- Suhr bei Schöftland, Aargau (3 ♂ MGe 530, 534, 537, Fehlmann). -- L'Hermance, Genf (1 juv. MGe 531, A. Roch). -- See von Brêt bei Lausanne (1 ♂ 1 ♀ MGe 532, 533, M. Blanc). -- Suhr bei Ober-Entfelden, Aargau (3 ♂ 1 ♀ MGe 539—542, O.-E. Fischer). -- Pfaffnern bei Pfaffnau, Luzern (4 ♂ 3 ♀ MGe 552—555, 564—566, Haeflinger). -- Rhein bei Rheinfelden, Aargau (1 ♂ MGe 556, R. Odier). -- Wiler See Menzingen, Zug (3 ♂ 3 ♀ MGe 558—563, J. Speck). -- Winterthur (1 ♂ MGe 567, Strohl). -- La Braille, Versoix, Genf (1 ♀ MGe 570, Géroudet, 17.2.1956). -- Baermoosweiher, Zofingen, Aargau (1 ♂ MGe 557, Haeflinger, 11.1917).

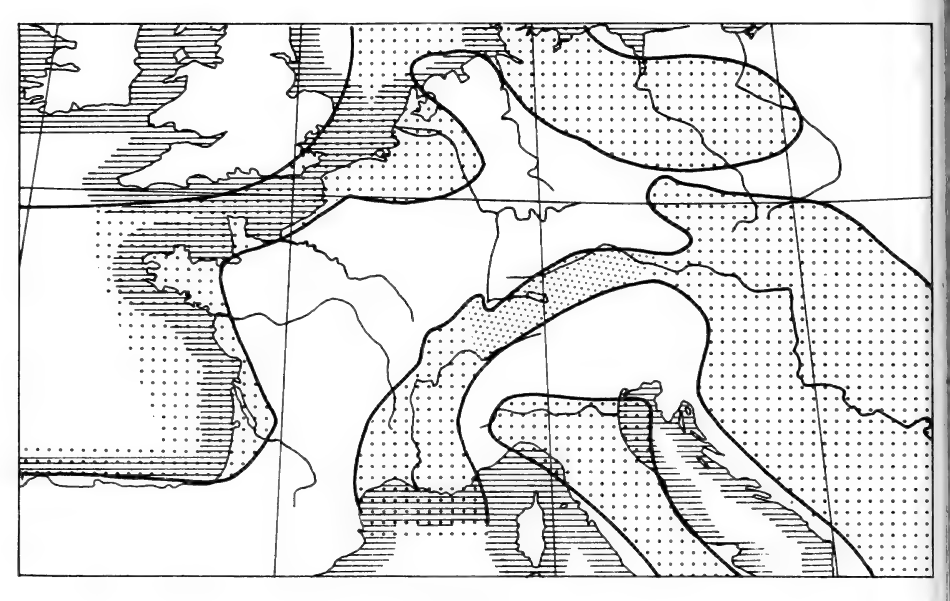
Bemerkungen: Die Fundorte von *Astacus astacus* sind in der Nord-Schweiz nur zwischen dem Bodensee und dem Genfersee gelegen und hier unregelmäßig verteilt. Es handelt sich hierbei nicht um ein ursprüngliches Vorkommen, sondern um beabsichtigtes Einsetzen durch den Menschen aus kulinarischen Gründen.

Tiergeographische Folgerungen

Die Flußkrebse stammen unbestritten von eierlegenden marinen Vorfahren ab, bei denen die früh ausschlüpfenden Larven ein langes planktonisches Leben führten. Die Jugendformen konnten dabei über weite Strecken, vornehmlich passiv, verfrachtet werden. Ein ungehinderter Genfluß, begünstigt durch das Fehlen von Ausbreitungsschranken und eine weitgehend einheitliche Umwelt führten zu einer entsprechend gleichartigen Ausgangsform, die letzlich für die weite Verbreitung auch der heutigen Flußkrebsgattungen und Arten verantwortlich ist. Als Beispiel sei auf die weiträumige Verbreitung von *Atlantoastacus* mit der Hauptart *pallipes* von England über Frankreich und Spanien bis weit in den Mittelmeerraum hinein, oder auf *Austropotamobius* mit *torrentium* vom Rhein bis nach West-Rußland und den Balkan hingewiesen.

Der Übergang ins Südwasser erforderte allerdings besondere Praeadaptionen. Während im äußeren Habitus keine umweltsbedingten Unterschiede zu entdecken sind, kommt aber der Fähigkeit, unterschiedlichen Salzgehalt weitgehend ertragen zu können eine ausschlaggebende Bedeutung zu. Hiermit steht weiterhin der Schutz der besonders empfindlichen Jugendformen gegen wechselnde osmotische Einflüsse in engem Zusammenhang. Die Ausbildung einer Brutpflege und die Verlegung der Embryonalentwicklung in die schützende Eischale ist deshalb von besonderer Wichtigkeit. Der Untergrund des ehemaligen, marinen Lebensraumes

dürfte weitgehend mit dem des Süßwassers übereingestimmt haben. Eine flache geneigte Sand-oder Geröllküste, in Zusammenhang mit Meersregressionen, wobei im Laufe der Zeit Landflächen neu entstanden und gleichzeitig der litorale Lebensraum eingeengt wurde, mag das Verbleiben mariner Vorfahren in Flußmündungen begünstigt haben, wobei es anfangs vermutlich weniger um ein aktives Einwandern als um ein mehr oder weniger passives Zurückbleiben gehandelt hat. Hieraus ergibt



KARTE 1.

Die Verteilung von Land und Meer im oberen Miozän (nach BUBNOFF, aus HUNGER, 1970). Grobpunktiert: Meere, fein punktiert: die brackischen und limnischen Bildungen im Bereich des heutigen Alpenvorlandes, weiß: Festland. Schraffiert: die heutige Meeresküste.

sich weiterhin, daß Meerestransgressionen wegen der dabei oft stürmisch vordringenden See und der damit verbundenen Einschränkung des Landes nicht in Frage kommen können. Möglicherweise haben bereits in jener Zeit die unterschiedlichen Untergrundarten am Meeresstrand, Sand oder Geröll, bei der Prägung der beiden rezenten Süßwasserformen, *pallipes* und *torrentius*, die heute je nach Artzugehörigkeit einen dieser Biotope ihrer Wohngewässer bevorzugen, mitgewirkt.

Als Einwanderungszeit kommt das Tertiär in Frage. Die wenigen bekannten Fossilfunde (BOTT, 1950: 28) stammen aus dieser Zeitspanne. Die paläogographischen Voraussetzungen können etwa wie folgt zusammengefaßt werden. Nach dem Rückzug der umfangreichen Transgressionen am Ende der oberen Kreide entstand eine mitteleuropäische Festlandszone, die von Nord- und Ost-Europa bis nach Spanien reichte und zeitweise auch England umfaßte.

Hierin sind die Anfänge des derzeitigen europäischen Festlandes, neben der heutigen Nord-Ostsee einerseits und des Mittelmeerraums andrerseits zu erkennen. Über die breite andalusische Ebene in Spanien standen beide Meere in Verbindung, während Nord-Afrika noch lange vom Meere bedeckt war. Dies erklärt auch das Fehlen von Flußkrebsen in Nord-Afrika. Auf diesem Lande mit geringen Höhenunterschieden begannen bereits die Alpen sich herauszuheben, behielten aber noch lange Mittelgebirgscharakter und ragten vielleicht als eine Art Halbinsel aus dem umgebenden Flachmeer heraus. Ein breiter Meeresarm, aus der Gegend der Rhone-Mündung kommend, reichte nördlich der Uralpen, im Gebiet des heutigen Alpenvorlandes, weit nach Osten, in die Vorebene der Karpathen und anschließend einerseits mit einer breiten Bucht nach Böhmen, andrerseits über Ungarn, Rumänien bis in die Gegend des Asowschen Meeres und des Aral-Sees. Diesem umfangreichen Flachmeer entsprach ein südlicher, zweiter Meeresarm, ebenfalls vom unteren Rhonetal ausgehend. Er zog sich südlich der Uralpen an den im Werden begriffenen dinarischen Gebirgen vorbei, entlang der albanischen Küste zu den ionischen Inseln, nach Kreta und Süd-Anatolien. Das erstere, südöstliche oder pontische Flachmeer ist als Entstehungsraum der *Astacus*-Arten, das letztere, westliche und südliche als das der *Austropotamobius*-Arten aufzufassen. Für die Gattung *Austropotamobius* war offenbar der Meeresarm nördlich der Uralpen, also dem heutigen Alpenvorland von besonderer Bedeutung. Denn etwa vom mittleren Tertiär an begann das hier befindliche Flachmeer allmählich zu verlanden und wurde schließlich unterbrochen, woraus sich ein weitaus größerer östlicher und ein westlicher Teil ergab. Dadurch wurden die im Osten verbliebenen *Austropotamobius*-Vorfahren von den westlichen getrennt. Die östlichen entwickelten sich in Richtung *torrentium*, die westlichen auf *pallipes* hin. Die scharfe Grenzlinie zwischen beiden Arten, die wir heute unterschiedlichen Untergattung zuteilen, *Austropotamobius* s. str. und *Austropotamobius (Atlantoastacus)*, ist noch heute erkennbar. Sie führt vom Rheintal im Norden um Basel östlich herum etwa zur Aaremündung, diesem entlang, um ungefähr dem 8. Längengrad folgend und am Fuße der Hochalpen nach Osten zum Bodensee zurück. Jenseits des Hochalpenzuges beginnt sie wieder ungefähr südlich der Julischen Alpen und schmiegt sich längs des Höhenrückens der dinarischen Gebirge etwas inseits der Adriaküste an. Westlich dieser Linie ist heute *Atlantoastacus*, östlich *Austropotamobius* s. str. zu Hause. Es ist weiterhin anzunehmen, daß schon vor dem Pleistozän ganz Europa von *Austropotamobius*-Arten bewohnt gewesen ist, und zwar in den gleichen Besiedlungsareal, die heute von *Atlantoastacus*, bzw *Austropotamobius* s. str. besetzt sind. Gerade an der Adria-Grenzlinie kann deutlich gemacht werden, daß *Atlantoastacus* von Westen her, *Austropotamobius* s. str. von Osten her gekommen ist. In einzelnen Fällen (KARAMAN, 1929) kommen *pallipes*, bzw. *italicus* und *torrentius macedonicus* gemeinsam in zu Adria entwässernden Flüssen vor, was entweder durch spätere Anzapfungen oder auch Karsthöhlen-

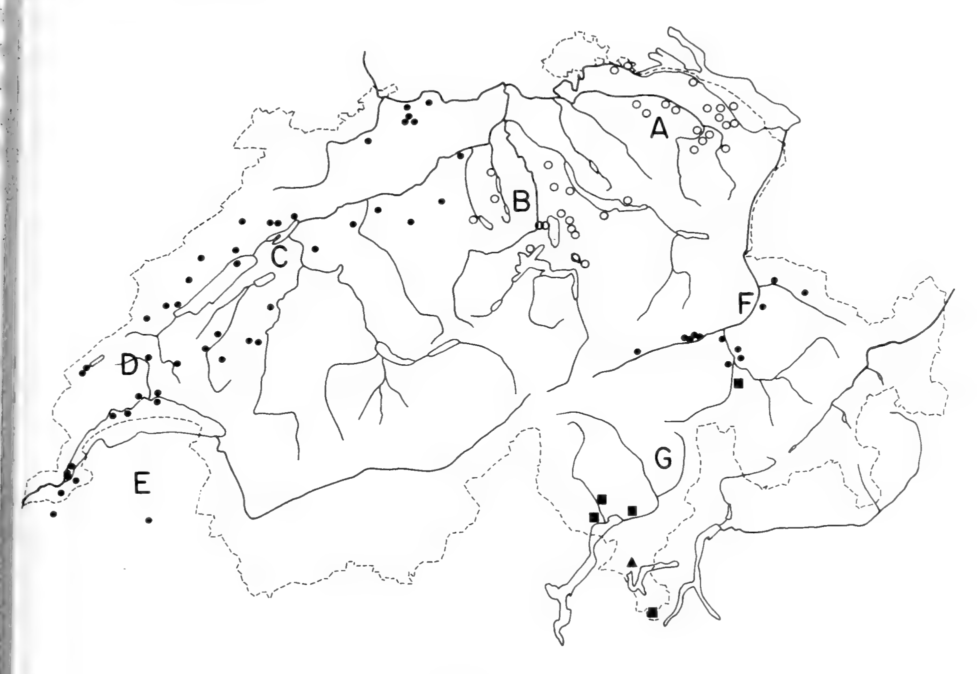
verbindungen herrührt. Es kann also heute nicht mehr die Auffassung vertreten werden, daß *torrentius* und *pallipes* auf zeitlich aufeinander folgende Besiedlungsschübe in ein und demselben Raum zurückzuführen seien. Hierfür fehlen die erforderlichen Fakten, etwa Restvorkommen der einen Art im Bereich der anderen und umgekehrt. Außerdem müßte unterstellt werden, daß einst in Europa eine einzige Entwässerungsrichtung von England bis nach Osteuropa bestanden hätte, da sich ja Flußkrebse nur innerhalb von Flußsystemen ausbreiten können und nicht außerhalb ! Geologische und paläographische Untersuchungen weisen jedoch darauf hin, daß zwei großräumige Entwässerungsrichtungen anzunehmen sind, eine in Richtung Westen, die andere nach Südosten. Mitten in Europa lag die Wasserscheide, die die Ausbreitungsareale von *Atlantoastacus* und *Austropotamobius* trennte.

Die Verbreitung der Flußkrebse in der Schweiz

Die rezente Verbreitung der Flußkrebse in der Schweiz (und im übrigen Alpenraum, vermutlich auch in anderen Hochgebirgen Europas) ist nicht allein auf praeglaziale Ursachen zurückzuführen. Die Auffassung, daß die pleistozäne Vereisung aus einem zusammenhängen, einheitlichen Eiskuchen bestand, der innlandeisähnliche Züge trug und hierdurch alles Leben zwangsläufig vernichten mußte, läßt sich nicht mehr vertreten. Die heutige Besiedlung der Schweiz etwa allein auf Neueinwanderungen von den Rändern her zu erklären, wird der Tatsache von inneralpinen, inselartigen Restvorkommen, die keinerlei Beziehungen zu den Alpenrändern haben, nicht gerecht. Dies trifft im vorliegenden Falle besonders auf die *pallipes*-Vorkommen in Graubünden und die von *berndhauseri* zu. Besonders die ersteren haben keine Beziehungen zu dem zusammenhängenden Areal von *pallipes* in der Südwest-Schweiz, da im oberen Rhonetal Flußkrebse völlig fehlen. Auch im Rheintal zwischen Bodensee und etwa Bad Ragaz ist das Gleiche zu beobachten.

Neuere Untersuchungen von Geologen, Geographen, Zoologen und Botanikern (Klebelsberg, 1949; Gams, 1936, 1938; Frei, 1912; Merxmüller, 1952; Janetschek, 1956 u. a.) haben ergeben, daß es auch während der Eiszeit eis- und schneefreie Gebiete gegeben hat, die mindestens im Sommer Temperaturen über dem Gefrierpunkt hatten. Mortensen (1952) nimmt sogar an, daß die pleistozäne Abkühlung nur die unteren Luftschichten betroffen habe und etwa ab 2500 m von wesentlich wärmerer Luft überlagert gewesen sei. Es kann infolgedessen als sicher gelten, daß es innerhalb der Vereisung Stellen gegeben haben muß, die gewissen Tierformen das Überdauern der Kaltzeit ermöglichte. Diese Refugien waren von unterschiedlicher Größe und in den Südalpen häufiger und wohl auch ausgedehnter als im Norden, wenn sie auch hier keinesfalls fehlten. Diesen Refugien, die man vielleicht an den Spornen zwischen zwei Gletschern oder auch in Kalkhöhlen zu

suchen hat, standen andere Räume gegenüber, wie etwa die zentralen Hochalpen, das erwähnte Rhone- oder Rheintal, die von derartig mächtigen Eismassen erfüllt waren, daß an ein Überleben von Tieren oder Pflanzen nicht gedacht werden konnte. Von hier sind auch keine Refugien bekannt geworden und damit müssen auch Flußkrebse fehlen.



KARTE 2.

Die Verbreitung der *Austropotamobius*-Arten in der Schweiz:
○ = *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius torrentius.*
● = *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes.*
■ = *Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri.*
▲ = *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus.*
A–G = Eiszeitrefugien-Systeme, die für die Überdauerung von Flußkrebsen in Frage kommen. A: Thurgauer Refugien, B: Zentralschweizer Refugien; C: Freiburger Refugien; D: Waadter Refugien; E: Savoyer Refugien; F: Graubündener Refugien; G: Tessiner Refugien.

JANETSCHEK (1952) unterscheidet mehrere Arten von Refugiensystemen, von denen aber nur diejenigen für Flußkrebse in Frage kommen, deren Größe ausreicht, um perennierenden Bächen oder kleinen Seen ein Überdauern der Eiszeit zu gewährleisten. Gletscherbäche oder Stauseen kommen nicht allein in Frage. Solche ausgedehnteren Refugien finden sich besonders im Tessin und Graubünden; sehr zahlreich sind sie auch in den Kalken des Jura, wo sie vielfach als Höhlen ausgebildet sind. Offensichtlich waren sie im Nordosten der Schweiz in getrennten Bereichen vorgekommen, einem nahe dem Bodensee, der andere rund

um die großen Seen; denn hier kommt *torrentius* heute in entsprechenden Bezirken vor, die offensichtlich keine Beziehungen zu einander haben. Das Hauptvorkommen von *pallipes* gründet sich auf die ausgedehnten Refugienbezirke innerhalb und am Rande des Jura und im Freiburger Raum, von Basel bis zum Genfer See. Südlich des Genfer Sees schließen sich die Savoyer Refugien an, die bis in die Seealpen hinunter reichen. Das Vorkommen von *pallipes* in Graubünden beruht auf einem abgeschlossenen Refugien-Gebiet, das heute keinen Zusammenhang mit dem südwestlichen hat, da das Rhonetal refugienfrei ist. Die neue Art *berndhauseri* gründet sich ebenfalls auf ein eigenständiges Refugienvorkommen im Tessin, und schließlich ist *italicus* auf die Randrefugien der nördlichen Lombardei zurückzuführen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch *torrentius* in den Ostalpen mit entsprechenden Refugien in Zusammenhang gebracht werden kann, was aber im Rahmen dieser Untersuchung nicht im Einzelnen betrachtet werden soll.

Die offensichtliche Ortskonstanz der rezenten Populationen von *pallipes* und *torrentius* dürfte eine Erklärung dafür sein, daß krebsfreie Gebiete nicht in jüngster Zeit neu besiedelt worden sind. Nur so läßt sich das auffällige Fehlen von *Astacus*-Beständen etwa im oberen Rhonetal oder gar dem Rheintal zwischen Bodensee und Bad Ragaz verstehen, da gerade im letzteren keine Ausbreitungsschranken, mindestens zur Zeit, erkennbar sind.

Zusammenfassung

Die Flußkrebse West-Europas gehen auf marine Vorfahren (Basisgruppen) zurück, die in den Tertiärmeeren westlich und südlich des damaligen europäischen Kontinents zu vermuten sind. Entsprechend sind die Vorfahren der Astaciden Ost-Europas in den etwa gleichzeitigen pontischen Flachmeeren zu suchen. Schon vor der Entstehung des Alpenzuges waren in dem damals noch niedrigen Landgebiet West-Europas die Vorfahren zweier Flußkrebs-Arten in getrennten Arealen vorhanden, auf die die beiden rezenten Arten *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius* und *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes* zurückgehen. Nur ein Teil dieser Bestände wurden in Zusammenhang mit der pleistozänen Vereisung vernichtet. Andere überdauerten die Glazialzeit in geeigneten Refugien und bildeten die Grundlage für die heutige Besiedlung dieses Hochgebirges. Dort konnte auch eine neue Art, *Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri* n. sp. aus dem Tessin festgestellt werden. Die Bestände des Edelkrebses, *Astacus astacus*, in der Schweiz sind auf eine spätere Einführung durch den Menschen zurückzuführen.

Résumé

Les écrevisses d'eau douce d'Europe occidentale ont des ancêtres marins que l'on suppose avoir habité les mers tertiaires à l'ouest et au sud du continent européen d'alors. Il faut de même rechercher les ancêtres des Astacidés d'Europe orientale dans les mers pontiques peu profondes, qui sont approximativement de la même époque. Déjà avant la formation de la chaîne alpine, dans les régions encore basses de l'Europe occidentale, les ancêtres de deux espèces d'écrevisses d'eau douce vivaient dans des aires séparées. C'est de ces deux espèces que sont issues les deux écrevisses actuelles *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius* et *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes.* Une partie seulement de ces populations fut anéantie lors des glaciations du Pléistocène. D'autres survécurent dans des refuges particuliers et constituèrent la base de la population actuelle de haute montagne. D'autre part, une nouvelle espèce, *Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri* n. sp., a été découverte au Tessin. La présence en Suisse de l'écrevisse *Astacus astacus*, est dûe à une introduction postérieure par l'homme.

Summary

The crayfishes of western Europe have marine ancestors (base groups), which are supposed to have inhabited the tertiary seas west and south of the Europe of that time. The Astacidae of eastern Europe descend probably from ancestors inhabiting the pontic shallow seas at the same time. Already before the origin of alpine chain, the ancestors of two crayfish-species inhabited in separate areas the lowlands of Europe. From these two species descended *Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius* and *Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes.* The pleistocene glaciations destroyed only one part of these populations. The other part survived in refuges up to the end of the glacial period and then settled in the higher mountains. A new species, *Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri* n. sp., is described from Tessin. The populations of *Astacus astacus* in Switzerland descend from specimens introduced by man.

SCHRIFTEN

ALVAREZ, R. Z. 1968. *Crustaceos decápodos ibéricos.* Invest. pesquera 32: 1-510, Abb. 1-164.

BACESCU, M. C. 1967. *Fauna Republicii socialiste România* 4 (9): 1-351, Abb. 1-141, Taf. 1.

BANARESCU, P. 1971. *Competition on the fresh-water Faunas.* Rev. Roum. Biol. (Zool.) 16 (3): 153-164.

BECK, P. 1926. *Eine Karte der letzten Vergletscherung der Schweizeralpen.* Mitt. naturwiss. Ges. Thun 1: 1-53, Taf. I.

BESUCHET, C. 1968. *Répartition des insectes en Suisse, influence des glaciations.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 41: 337-340.

BOTT, R. 1950. *Die Flußkrebse Europas.* Abh. senckenberg. naturf. Ges. 483: 1-36, Taf. 1-6, Abb. 1-25.

CARL, J. 1917. *La répartition des écrevisses en Suisse.* Arch. Sci. nat. Genève 44: 476-480.

— 1917. *L'Ecrevisse dans le canton de Vaud.* Manuskript.

— 1917. *Ecrevisses (Tagebuch).* Manuskript.

— 1920. *Décapodes (Ecrevisses).* Cat. invertébrés de la Suisse 12: 1-34.

FREI, E. 1912. *Über die Ausbreitung der Diluvialgletscher der Schweiz.* Beitr. geol. Karte Schweiz, N.F. Lief. 41: 41-59, Taf. V.

GAMS, H. 1936. *Der Einfluß der Eiszeiten auf die Lebewelt der Alpen.* Jb. Verein Schutz Alpenpfl. u. tiere 8: 7-29.

— 1938. *Die nacheiszeitliche Geschichte der Alpenflora.* Jb. Verein Schutz Alpenpfl. u. tiere 10: 9-34.

HUNGER, R. 1970. *Tertiär.* In: *Die Entwickungsgeschichte der Erde.* Brockhaus, *Taschenbuch der Geologie* 2: 336-550.

JANETSCHEK, H. 1956. *Das Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung durch Tiere.* Öst. zool. Z. 6: 421-512.

KARAMAN, M. 1961. *Die Süßwasserkrebse Jugoslawiens.* Publ. yugosl. Ass. Advancement fresh water Fisheries 3: 1-33 [in Jugoslawisch].

— 1962. *Ein Beitrag zur Systematik der Astacidae.* Crustaceana 3 (3): 174-191.

— 1963. *Studie der Astacidae.* Hydrobiologia 22: 111-132.

KARAMAN, S. 1929. *Die Potamobiidae Jugoslawiens.* Glasnik Zemalj. Muz. Sarajevo 41: 147-150.

KLEBELSBERG, R. 1948-1949. *Handbuch der Gletscherkunde*, 2 Bände, Wien.

KOSSMAT, F. 1908. *Paläogeographie.* Sammlung Göschen, Leipzig.

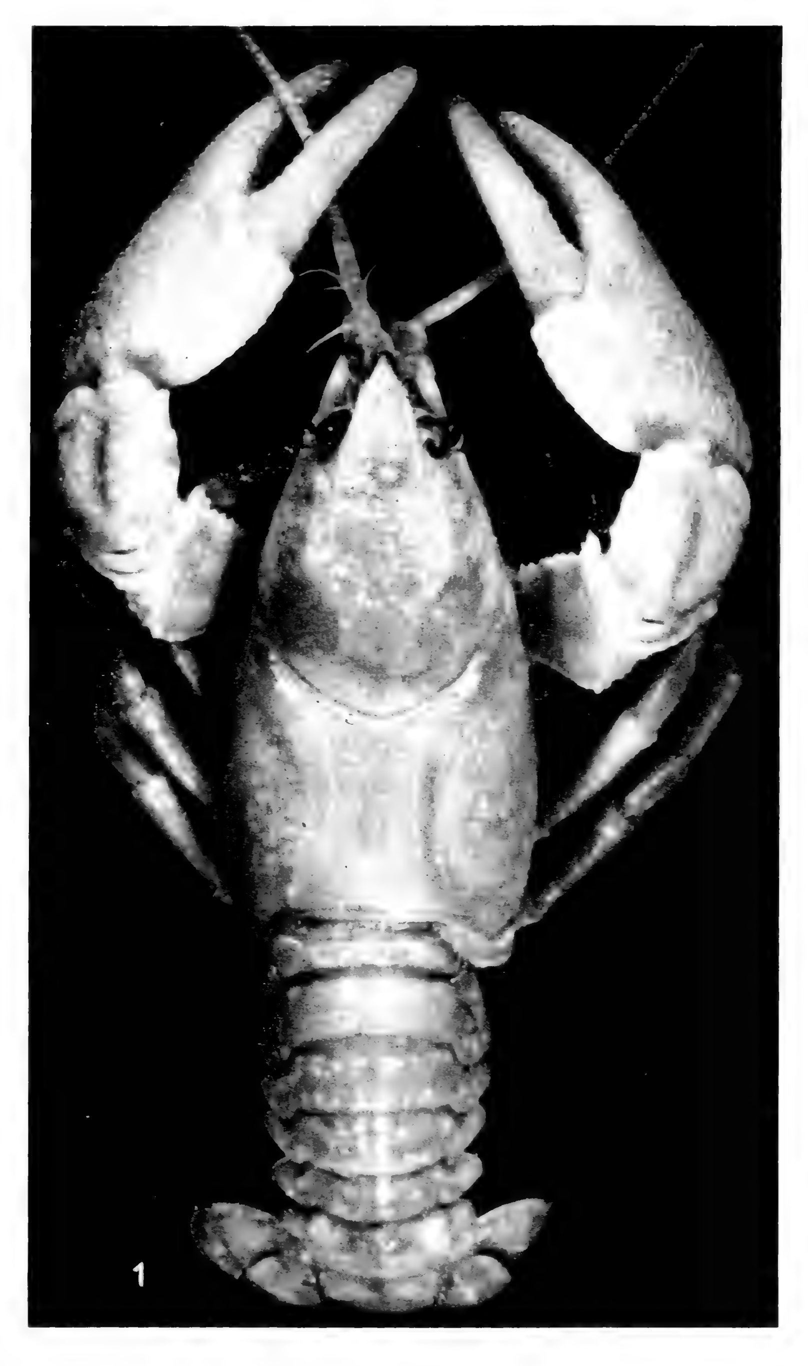
LAURENT, P. et M. SUSCILLON. 1962. *Les Ecrevisses en France.* Ann. Station cent. Hydrobiol. appl. 9: 335-395.

LEREBOULLET, A. 1858. *Description de deux nouvelles espèces d'écrevisses.* Mém. Soc. Sci. nat. Strasbourg 5: 1-11.

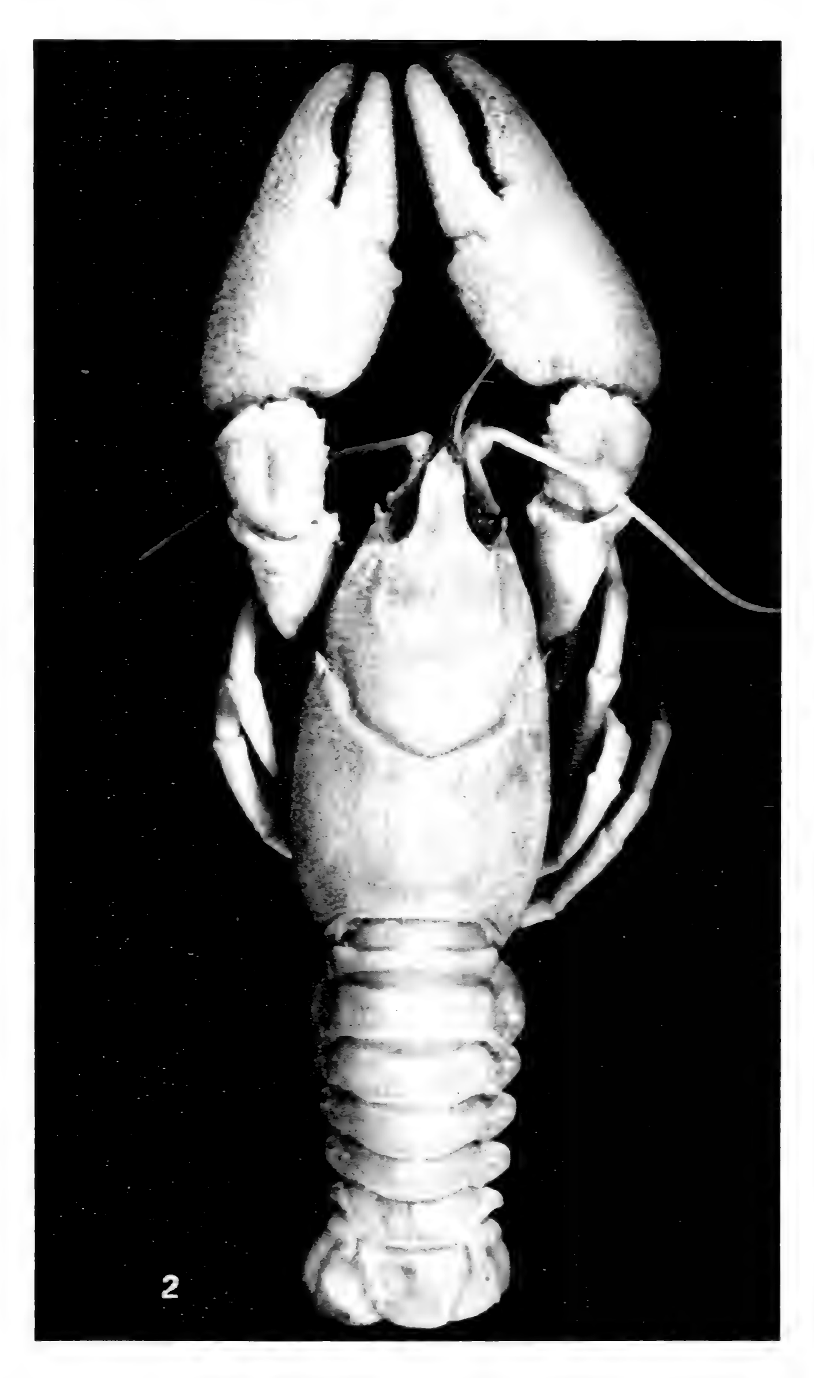
MERXMÜLLER, H. 1952-54. *Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen.* Jb. Verein Schutz Alpenpfl. u. tiere 17: 96-133; 18: 135-158; 19: 97-139.

MORTENSEN, H. 1952. Erdkunde 6: 145.

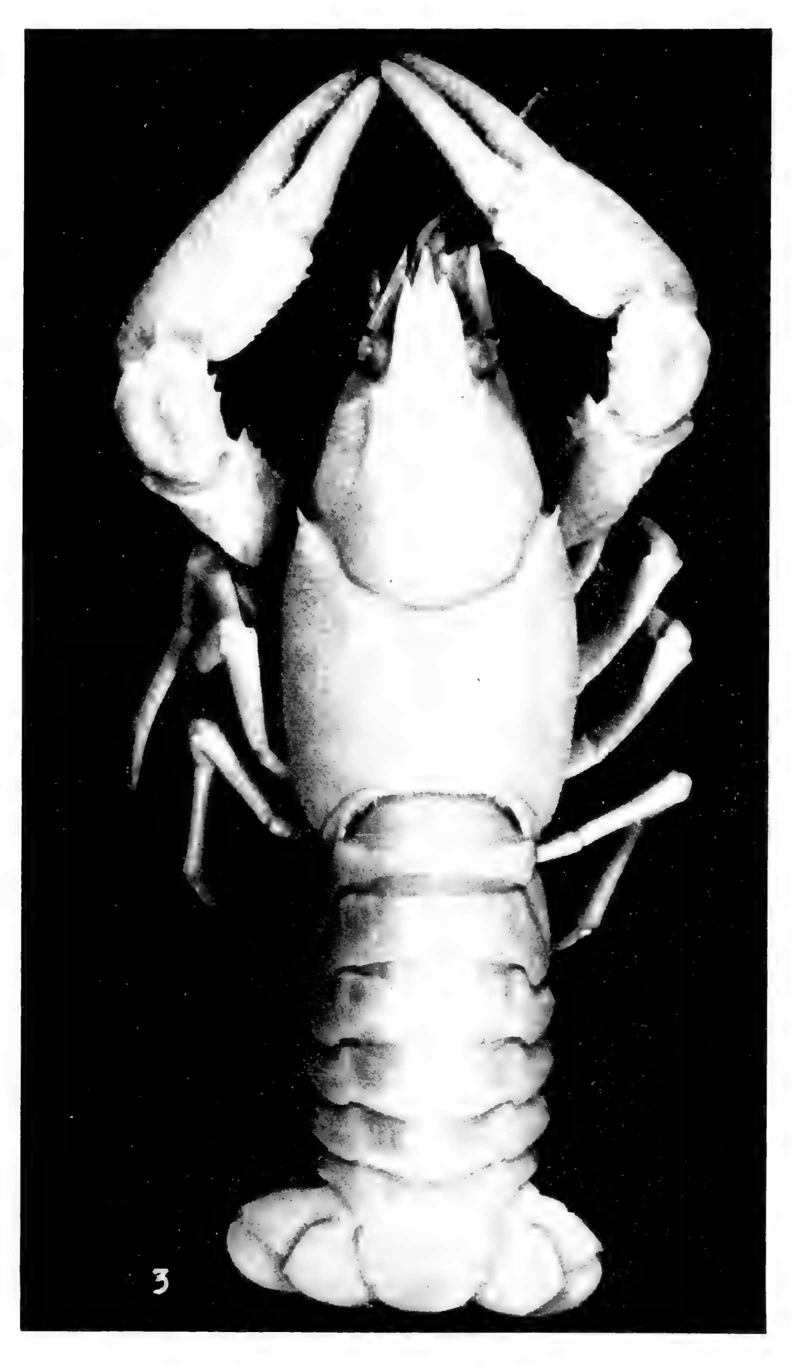
SCHRANK, F. 1803. *Fauna Boica. Durchgedachte Geschichte der in Bayern einheimischen und zahmen Tiere.* Landshut.



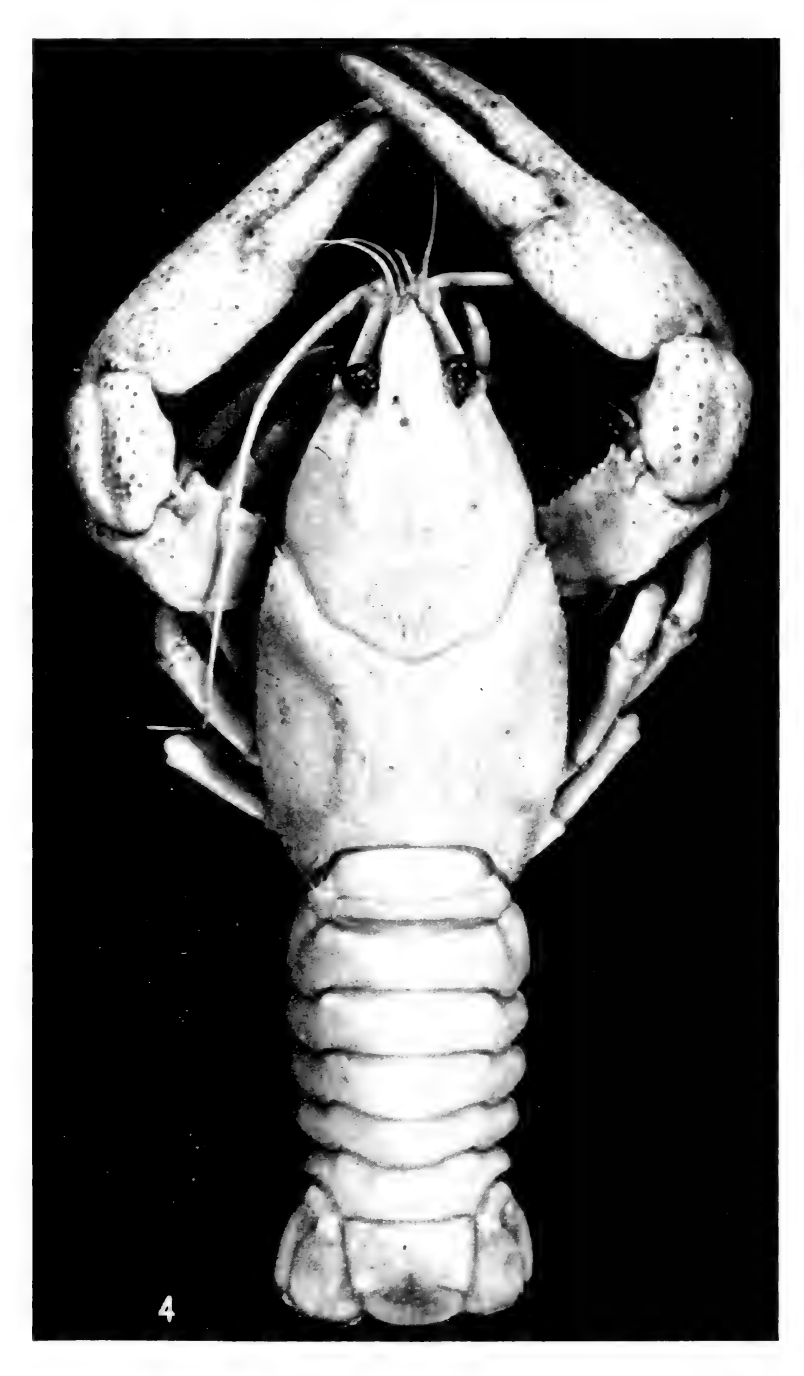
Austropotamobius (Austropotamobius) torrentius torrentius (Schrank), ♂, Schweiz, Zug, Lorze bei Unterägeri.



Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes (Lereboullet), ♂, Schweiz, Waadt, L'Orbe bei Le Brassus.



Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus (Faxon), ♂, Tessin, Origlio-See bei Lugano.
(Aufnahmen: E. Haupt).



Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri n. sp., ♂, Holotypus, Tessin, Maggia-Tal, Roggio di Gordevio.

Tome 79, fasc. 1, n° 14: 409-413 — Mars 1972

Une nouvelle *Brachythele* de l'Iran *(Arachnida, Araneae, Dipluridae)*

par

Paolo Marcello BRIGNOLI
Istituto di Zoologia dell'Università di Roma, diretto dal Prof. P. Pasquini

Avec 2 figures

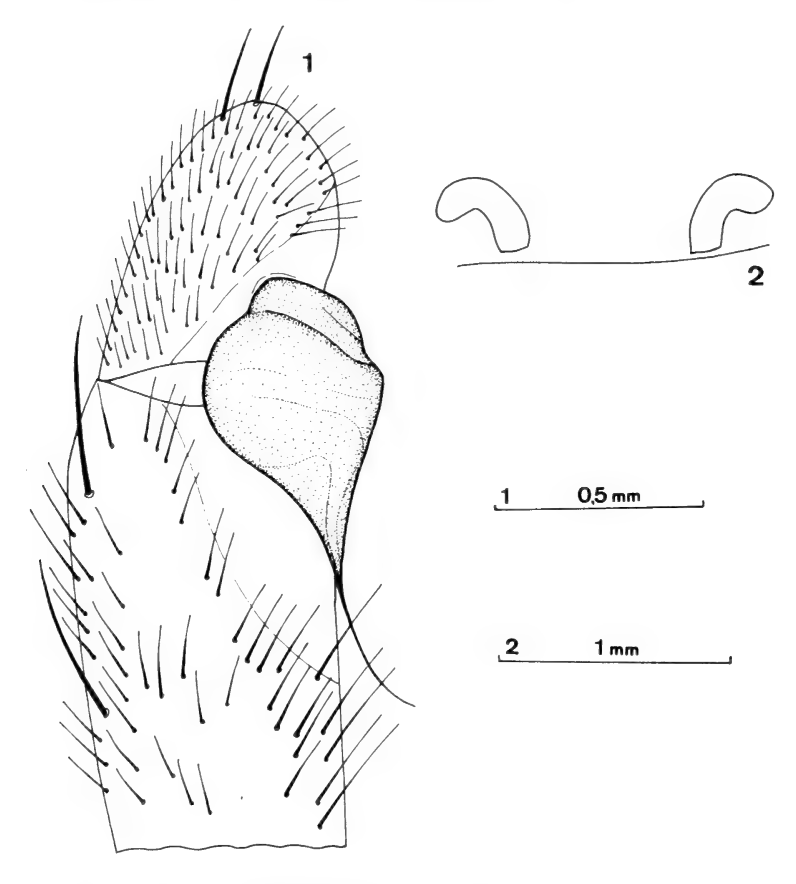
Tout récemment j'ai eu occasion, grâce à l'amabilité de M. Bernd Hauser, d'examiner les araignées non déterminées des collections du Muséum d'Histoire naturelle de Genève; parmi cet important matériel, il y avait un tube contenant quelques araignées récoltées dans l'Iran nord-oriental par Niedermeyer. Presque toutes ces araignées appartenaient à une nouvelle espèce de *Brachythele* que je décris dans les lignes suivantes.

Brachythele niedermeyeri n. sp.

Iran — Astrabad (ancien nom de Gurgan ou Gorgan, ville située sur le penchant nord-oriental de l'Elbours, non loin de la mer Caspienne), sans date (probablement avant 1914), Niedermeyer leg., 5 ♂♂ (holo- et paratypes), 3 ♀♀ (paratypes), 5 ○○ (probablement conspécifiques). N.B.: un couple de paratypes dans ma collection, le reste est dans la collection du Muséum de Genève.

Description — ♂ *:* prosoma non élevé; fovea thoracica assez prononcée, transverse, à concavité postérieure, située dans la moitié postérieure; partie céphalique limitée par deux sillons à peine visibles. Ligne des yeux antérieurs droite, yeux antérieurs très inégaux, diamètre des MA presque ½ du diamètre des LA, intervalle MA-MA un peu plus grand que l'intervalle MA-LA (intervalles toujours inférieurs au diamètre des MA); ligne des yeux postérieurs à très légère concavité en arrière, très rapprochée de la ligne des yeux antérieurs; yeux postérieurs presque égaux entre eux et aux MA (MP un peu plus petits que LP),

intervalle MP-MP à peu près 2 fois le diamètre des MP, intervalle MP-LP égal à ½ du diamètre des MP; groupe oculaire nettement plus large que long. Chélicères avec une rangée de 10 dents. Labium beaucoup plus large que long. Sur les gnathocoxae, des deux côtés du labium, quelques soies claviformes. Sternum



Brachythele niedermeyeri n. sp.
Fig. 1: extrémité du palpe droit du ♂. Fig. 2: spermathèques de la ♀.

normal. Pattes assez courtes, métatarses I un peu recourbés et à extrémité dilatée; scopulas peu prononcées (sauf sur les tarses I-II, probablement à cause de l'âge du matériel); dorsalement sur les fémurs I-IV, quelques épines grêles et caduques (caractère employé par SPASSKY, très peu utilisable); tibias et métatarses III-IV avec épines plus robustes en plusieurs rangées; ventralement épines plus robustes (chétotaxie plus claire): fémurs et patellas sans épines, tibias I-II avec 3 rangées d'épines (I avec 2 prolatérales, 2 ventrales, 4 rétrolatérales, les deux distales de cette rangée très robustes, modifiées, la troisième plus longue que la quatrième; II avec 3 pl, 3 v et 3 rl), tibias III-IV et palpes avec 4 rangées d'épines, (3 épines

à chaque rangée sur les tibias, 2 épines sur les palpes); souvent, il y a des épines supplémentaires entre une rangée et l'autre, généralement à la base ou à l'extrémité de l'article; chétotaxie des métatarses analogue, mais plus irrégulière; 3 épines courtes et robustes à l'extrémité des palpes. Griffes tarsales à double rangée de dents. Opisthosoma normal, souvent mal conservé; filières triarticulées, dernier article cylindrique, beaucoup plus court que les deux autres (presque égaux). Bulbe pyriforme, embolus long et grêle, courbé en avant (dans tous les individus, donc non variable) (fig. 1). Proscoma, chélicères, palpes et pattes brun-rouge, moins foncé ventralement; opisthosoma grisâtre.

♀: partie céphalique du prosoma un peu élevée; chélicères beaucoup plus robustes que dans le ♂, avec extérieurement une espèce de large sillon sur lequel le palpe peut s'appuyer; pattes I-II et palpes avec fémurs aplatis et courbés en avant (évidemment, l'animal, sur sa toile, se tient avec les palpes et les pattes I-II étendus en avant et étroitement appuyés au corps). Métatarse I droit; pas d'épines modifiées aux tibias I. Spermathèques très petites (fig. 2). Autres caractères, comme chez le ♂ (épines ventrales un peu moins robustes).

Dimensions du ♂ holotype (en mm, approximatives): Prosoma long. 10,40 mm, (avec chélicères, 14,40 mm), larg. 9,00 mm; opisthosoma long. 13,00 mm. Longueur totale: 27,40 mm.

pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
I	3,75	2,61	3,12	3,00	1,87	14,35
II	3,25	2,17	2,70	2,55	1,61	12,28
III	3,00	1,87	2,12	2,95	1,61	11,55
IV	4,00	2,25	3,05	4,25	1,87	15,42
(Palpes)	3,00	1,61	2,12	0,75		7,48

Dimensions d'une ♀: Prosoma long 14,88 mm (avec chélicères, 21,10 mm), larg. 12,22 mm; opisthosoma long 21,11 mm. Longueur totale: 42,21 mm.

pattes	fémur	patella	tibia	métatarse	tarse	total
I	10,00	5,54	6,67	4,43	3,32	29,96
II	7,78	4,44	5,54	4,42	3,32	25,50
III	7,76	4,00	4,45	5,56	3,32	25,09
IV	10,00	4,00	5,56	6,65	3,32	29,53
(Palpes)	7,33	3,32	4,45	3,77		18,87

Derivatio nominis : je dédie cette espèce à celui qui l'a recueillie, le géologue et voyageur allemand Oskar von Niedermeyer, bien connu pour son audacieuse

activité comme agent de sa patrie en Iran et en Afghanistan pendant la première guerre mondiale.

DISCUSSION

Le genre *Brachythele* Ausserer 1871 renferme une dizaine d'espèces réparties du nord de la péninsule balkanique jusqu'à la Chine (il est assez improbable que les *Brachythele* décrites d'Amérique et d'Afrique méridionale appartiennent réellement à ce genre); toutes ces espèces sont très mal connues et rares; quelques-unes ont été décrites seulement d'après les ♀♀ (naturellement sans figures des spermathèques, méthode appliquée aux Orthognatha seulement depuis quelques années). Les caractères sûrs sont ainsi pour le moment seulement ceux des ♂♂ (bulbe et, peut-être, les épines du tibia I). L'importance de la chétotaxie est difficilement appréciable en l'absence d'une analyse statistique (impossible actuellement, à cause du nombre très limité d'individus connus). Ces problèmes sont en général ceux de la plus grande partie des Orthognatha. Considérant que, en général, les Orthognatha ont des aires de répartition assez limitées, il est probable que la plupart des espèces décrites de *Brachythele* sont valides (presque toutes les espèces sont connues en une seule localité; presque toutes ces localités sont très éloignées les unes des autres). Parmi les espèces dont les ♂♂ ont été décrits, *B. birulai* Spassky 1937 semble être assez proche de *B. niedermeyeri* n. sp. par la forme du bulbe (pyriforme aussi, mais à embolus courbé en arrière); elle est aussi géographiquement voisine, ayant été décrite du Turkménistan soviétique. Il y a quelque ressemblance aussi entre la nouvelle espèce et *B. chinensis* Kulczynski 1901 (de la Chine) ou, plutôt avec le ♂ de *Brachythele* considéré par KRITSCHER (1957), pour des raisons non precisées (géographiques ?), comme le ♂ jusqu'alors inconnu de *B. chinensis* [1]. Chez ce ♂ l'embolus est plié en « S ». Cette conformation du bulbe (corps du bulbe pyriforme, embolus long et grêle) semble être la plus typique du genre, car elle est aussi celle du bulbe du générotype, *B. icterica* (C. L. Koch), des Balkans, du moins selon AUSSERER (1871); je n'ai pu consulter la description originale, où se trouve la seule figure existante du ♂ de cette espèce (preuve de la rareté de ces Dipluridae paléarctiques). Chez *B. icterica*, les deux épines terminales du tibia I du ♂ sont « dicht an einander auf gemeinschaftlichem bedeutend vorspringendem Höcker » (AUSSERER, op. cit., p. 174). Il n'y a rien de semblable, ni chez *B. niedermeyeri* n. sp. ni chez *B. birulai* Spassky. Entre la nouvelle espèce et les autres non figurées (le bulbe de *B. redikorzevi* Spassky est très différent) il y a des différences au niveau de la chétotaxie; mais naturellement, comme je l'ai déjà souligné, la valeur de ce caractère est encore obscure.

---

[1] Il va sans dire que mes doutes sur la détermination de KRITSCHER proviennent de la difficulté (ou même l'impossibilité), dans un genre où il y a un dimorphisme sexuel, d'attribuer un ♂ d'une localité à une ♀ d'une autre. Et, d'autant plus, lorsqu'on n'a pas vu le type.

Summary

The Diplurid *Brachythele niedermeyeri* n. sp. is described (typical locality: Astrabad—now Gurgan—, northeastern slopes of the Elburs Mountains, Iran), distinguishable by the known species by the morphology of the ♂ palpus (similar to that of *B. birulai* Spassky) and chaetotaxy.

Zusammenfassung

Es wird *Brachythele niedermeyeri* n. sp. beschrieben (locus typicus: Astrabad, das heutige Gurgan, an den Nordosthängen des Elbursgebirges, Iran), die sich von den bisher bekannten Arten durch die Morphologie des ♂ Tasters (der dem von *B. birulai* Spassky ähnelt) und die Chaetotaxie unterscheidet.

Résumé

L'auteur décrit une nouvelle araignée de la famille des Dipluridés: *Brachythele niedermeyeri* (loc. typ.: Astrabad, Elbours, Iran) qui se distingue des autres espèces connues par la morphologie du palpe du ♂ (semblable à celui de *B. birulai* Spassky) et par la chétotaxie.

BIBLIOGRAPHIE

AUSSERER, A. 1871. *Beiträge zur Kenntniss der Arachniden-Familie der Territelariae Thorell (Mygalidae Auctor.)*. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 21: 117-224.

KRITSCHER, E. 1957. *Bisher unbekannt gebliebene Araneen-Männchen und Weibchen des Wiener Naturhistorischen Museums (I. Teil)*. Ann. Naturh. Mus. Wien 61: 254-272.

SPASSKY, S. 1937. *Araneae Palaearcticae novae. Mygalomorphae. I.* Festschr. Strand 3: 361-368.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 415
Tome 79, facs. 1, nº 15: 415-418 — Mars 1972

Neue Höhlendekapoden aus Brasilien (Crustacea)

von

Michael TÜRKAY
Frankfurt am Main. Senckenberganlage 25

Mit 1 Tafel und 1 Abbildung

In dem von P. Strinati 1968 gesammelten Material an Höhlendekapoden fanden sich zwei neue Arten aus der Anomurengattung *Aegla*. In der Arbeit werden diese beschrieben. Das Material erreichte mich durch die freundliche Vermittlung von B. Hauser (Naturhistorisches Museum Genf). Ihm sei an dieser Stelle herzlichst gedankt.

In der Arbeit wurden folgende Abkürzungen Verwandt: Car = Carapax, MGe = Museum Genf, Mxp/3 = Dritter Maxilliped, P/1 = Erster Pereiopod, P/2-5 = Zweiter bis fünfter Pereiopod, SMF = Senckenberg-Museum Frankfurt.

Die Masse geben der Reihe nach an: Carapax-Breite, Carapax-Länge, Carapax-Dicke. Exorbitalbreite. Rostrumlänge. (Alle Masse in mm).

Terminologie nach Schmitt, 1942.

Aegla cavernicola n. sp.

(Taf. I. Fig. 1-2. Abb. 1)

Diagnose: Augenstiel nach vorn konisch verengt, Cornea daher kleiner und schmaler als bei anderen Arten der Gattung. Rostrum die Augenstiele deutlich überragend, hoch gekielt. Von den Hepatikalloben nur der erste deutlich.

Beschreibung: Rostrum lang und spitz, die Augenstiele deutlich überragend, mit gut ausgebildetem Kiel. Exorbital- und Orbitalzahn deutlich, letzterer etwa halb so groß wie der Exorbitalzahn. Extraorbitalsinus nur ein viertel der Länge

des Orbitalsinus erreichend. Hinter dem Exorbitalzahn drei Hepatikalloben, von denen der erste spitz und zahnförmig ausgebildet ist. Der zweite und dritte durch je eine Kerbe gegeneinander abgegrenzt. Seitenränder der Branchialregionen gezähnelt. An der Vorderecke ein starker und langer Zahn, dahinter eine sich bis zum Hinterrand fortsetzende Zähnchenreihe, wobei die Größe der Zähnchen von vorn nach hinten schwach aber kontinuierlich abnimmt. Hinterrand konkav, seine Ecken die Seiten des ersten Abdominalsegments überdeckend, so daß dieses nur in der Mitte sichtbar wird. Car-Oberfläche deutlich punktiert. Epigastrikalprominenz deutlich, knotenartig ausgebildet. Vorderrand der Protogastrikalloben undeutlich, auf ihrer Oberfläche hinter dem Vorderrand ein deutlicher, behaarter Knoten. Umgrenzung der Gastrikalregion nicht sichtbar. Cervikalfurche deutlich, in der Mitte unterbrochen, hinten an den Vorderrand der Areola anschließend. Branchial- und Cardiacalregionen sowie die Areola gut umgrenzt. Innenkante des Merus der Mxp/3 mit einer Reihe von Tuberkeln. P/1 ungleich, der rechte etwas größer als der linke. Äußere Fläche der Palma des großen Scherenfußes gleichmäßig granuliert und mit kurzen, steifen Borsten versehen. Oberrand mit einer deutlich gezähnelten Kante, Unterrand gerundet und genauso wie die Innenseite der Palma und Oberfläche des unbeweglichen sowie beweglichen Fingers mit langen Haarbüscheln besetzt. Auf der Innenseite sind diese Büschel in Längsreihen angeordnet. Innenkante des Carpus mit zwei großen und zwei kleinen Zähnen besetzt Außenfläche mit einer schwachen Kante. Merus dreikantig, Oberkante vorn mit drei größeren Zähnen, denen sich in einem Abstand eine bis zum Hinterrand reichende Reihe kleinerer Zähnchen anschließt. Außenkante mit einem Zahn hinter der Spitze. Innenkante mit vier Zähnen. Palma des kleinen Scherenfußes auf der ganzen Oberfläche mit Haarbüscheln besetzt, Oberkante mit schwächeren Zähnen, Innenseite wie beim größeren Scherenfuß, ebenso der Carpus. Merus auch dreikantig. Oberkante mit einer ununterbrochenen Reihe von Zähnen. Innenkante unbezahnt, Außenkante mit nur einem Zahn. Ischium, Merus, Carpus und Propodus der P/2-5 an ihrer Oberkante mit langen Borstenbüscheln besetzt, Dactyli rundum büschelig beborstet. Oberfläche der Abdominalsegmente deutlich und grob punktiert. Vorderseitenrand des zweiten Abdominalsegments gerade.

ABB. 1.
Aegla cavernicola n. sp., Augenstiel von oben.

Masse: 13:15:6:5:2 (Holotypus ♀)

Locus typicus: Brasilien, Sao Paulo, Grutas das Areias.

Material: Brasilien, Sao Paulo, Grutas das Areias (1 ♀ Holotypus, MGe).

Bemerkungen: Die Art ist nahe verwandt mit *Aegla franca* und *Aegla castro* unterscheidet sich jedoch von beiden sehr deutlich durch die Form der Augenstiele. In der Ausbildung der Kante auf der Außenseite des Carpus der P/1 vermittelt sie zwischen den vorgenannten Arten. Auch hat der Vorderseitenrand des zweiten Abdominalsegments keinen Dorn, was mehr auf *franca* hindeutet. Da das Tier mehr als 300 m im Inneren der Höhle in einem Süßwasserbecken mit geringer Wasserbewegung gefangen wurde (STRINATI, 1971) scheint mir die Möglichkeit einer Isolation von den Außenpopulationen gegeben. Die Art wurde nach ihrem Biotop bennant.

Aegla strinatii n. sp.

(Taf. I. Fig. 3-4)

Diagnose: Rostrum kurz, den Distalrand der Cornea nicht überragend. Grenzlinie zwischen der Cardiacal- und internalen Branchialregion sinusförmig gekrümmt. Beweglicher Finger des großen Scherenfußes ohne einen zahnförmigen Lobus in der Nähe der Basis.

Beschreibung: Rostrum kurz, den Distalrand der Cornea nicht überragend, hoch gekielt. Exorbital- und Orbitalzahn deutlich, letzterer etwa halb so gross wie ersterer. Extraorbitalsinus 1/3 des Orbitalsinus. Von den Hepatikalloben ist nur der erste deutlich, der zweite und dritte höchstens durch eine Kerbe angedeutet, meist vollkommen fehlend. Seitenränder der Branchialregionen mit einem angedeuteten subdistalen Zahn, sonst als glatte Kante ausgebildet. Epigastrikalloben undeutlich, gerade noch sichtbar. Vorderrand der Protogastrikalloben deutlich hervortretend, Rostralcarina bis in ihren Zwischenraum reichend. Umgrenzung der Gastrikalregion nicht sichtbar. Cervikalfurche deutlich, hinten an den Vorderrand der Areola anschliessend. Branchial- und Cardiacalregionen sowie die Areola gut umgrenzt. Innenkante des Merus der Mxp/3 mit einer Reihe von Zähnchen, wobei der vorderste der grösste ist. P/1 ungleich, der linke größer als der rechte. Außenfläche der Palma des grossen Scherenfußes gleichmäßig granuliert, unbehaart. Oberrand mit einer fein gezähnelten geraden, nur nach hinten schwach eingebogenen Kante, Unterrand gerundet. Innenseite mit drei Längswülsten versehen, von denen der obere und untere parallel dem Ober- und Unterrand verlaufen und diesen benachbart sind. Der untere setzt sich bis in die Spitze des unbeweglichen Fingers fort. Der mittlere Wulst ist an der Basis deutlich und zur Mitte hin reduziert. Alle drei Wülste mit langen Haarbüscheln versehen. Dactylus ohne einen subbasalen Zahn auf dem Oberrand, sein Oberrand und die Innenseite mit langen Haarbüscheln besetzt.

Innenkante des Carpus mit zwei grossen und zwei kleinen Zähnen, wobei der erste und der letzte kleiner sind als die mittleren. Außenfläche in Nachbarschaft der Innenkante mit granulären Schrägleisten versehen. Merus dreikantig, Oberkante mit einer kontinuierlich von vorn nach hinten kleiner werdenden Zähnchenreihe, ebenso die beiden anderen Kanten. Innenkante der Palma des kleinen Scherenfußes kreisförmig hervortretend, weitere Ausbildung der anderen Glieder wie beim grossen Scherenfuß. Ischium, Merus, Carpus und Propodus der P/2-5 an ihrer Oberkante kurz beborstet, Dactyli rundum büschelig beborstet. Vorderseitenrand des zweiten Abdominalsegments gerade und unbewehrt.

Masse: 15:18:8:6:2 (Holotypus ♂)

Locus typicus: Brasilien, Sao Paulo, Gruta da Tapagem.

Material: Brasilien, Sao Paulo, Gruta da Tapagem (1 ♂ Holotypus MGe, 2 ♂ 1 ♀ Paratypen MGe, 2 ♂ Paratypen SMF 5688).

Bemerkungen: Die Art ist sehr nahe verwandt mit *Aegla franca*, unterscheidet sich jedoch deutlich durch die Länge des Rostrums, das Fehlen des subbasalen Zahns am Dactylus der P/1 und die Form der Grenzlinie zwischen der Cardiacal- und internalen Branchialregion. Die Länge des Rostrums liegt auch nicht in der Variationsbreite der für *Aegla franca* von WILLIAMSON und FONTES, 1955, durchgeführten biometrischen Untersuchungen, so daß die Eigenständigkeit auch von daher gesichert erscheint. Die Art wurde nach ihrem Sammler benannt.

SCHRIFTEN

RINGUELET, R. 1948 *a. Los Cangrejos Argentinos del Género Aegla de Cuyo y la Patagonia.* Rev. Mus. La Plata, N. S. Zool. 5 (34): 297-349, T. 1-25, Abb. 1-2.

— 1948 *b. Una nueva Aegla del nordeste Argentino.* Not. Mus. La Plata, Zool. 13 (111): 203-208, T. 1-3.

— 1949 *a. Consideraciones sobre las Relaciones Filogenéticas entre las Especies de Género Aegla.* Not. Mus. La Plata, Zool. 14 (120): 111-118.

— 1949 *b. Los Anomuros del Género Aegla del Noroeste de la República Argentina.* Rev. Mus. La Plata, N. S. Zool. 6 (36): 1-45, T. 1-8, Abb. 1-8.

— 1959. *Notas sobre Aegla de Argentina y Paraguay.* Physis. Buenos Aires 21 (61): 231-239, Abb. 1-2.

SCHMITT, W. L. 1942. *The Species of Aegla, Endemic South American Fresh-Water Crustaceans.* Proc. U. S. nat. Mus. 91 (3132): 431-520, T. 25-28, Abb. 40-64.

STRINATI, P. 1971. *Recherches biospéologiques en Amérique du Sud.* Ann. Spéléol., 26: 439-450.

WILLIAMSON, S. I. & E. M. FONTES. 1955: *Aegla franca Schmitt.* Comm. Inst. nac. Invest. Cienc. nat. 3 (2): 55-92, T. 1, Abb. 1-3.

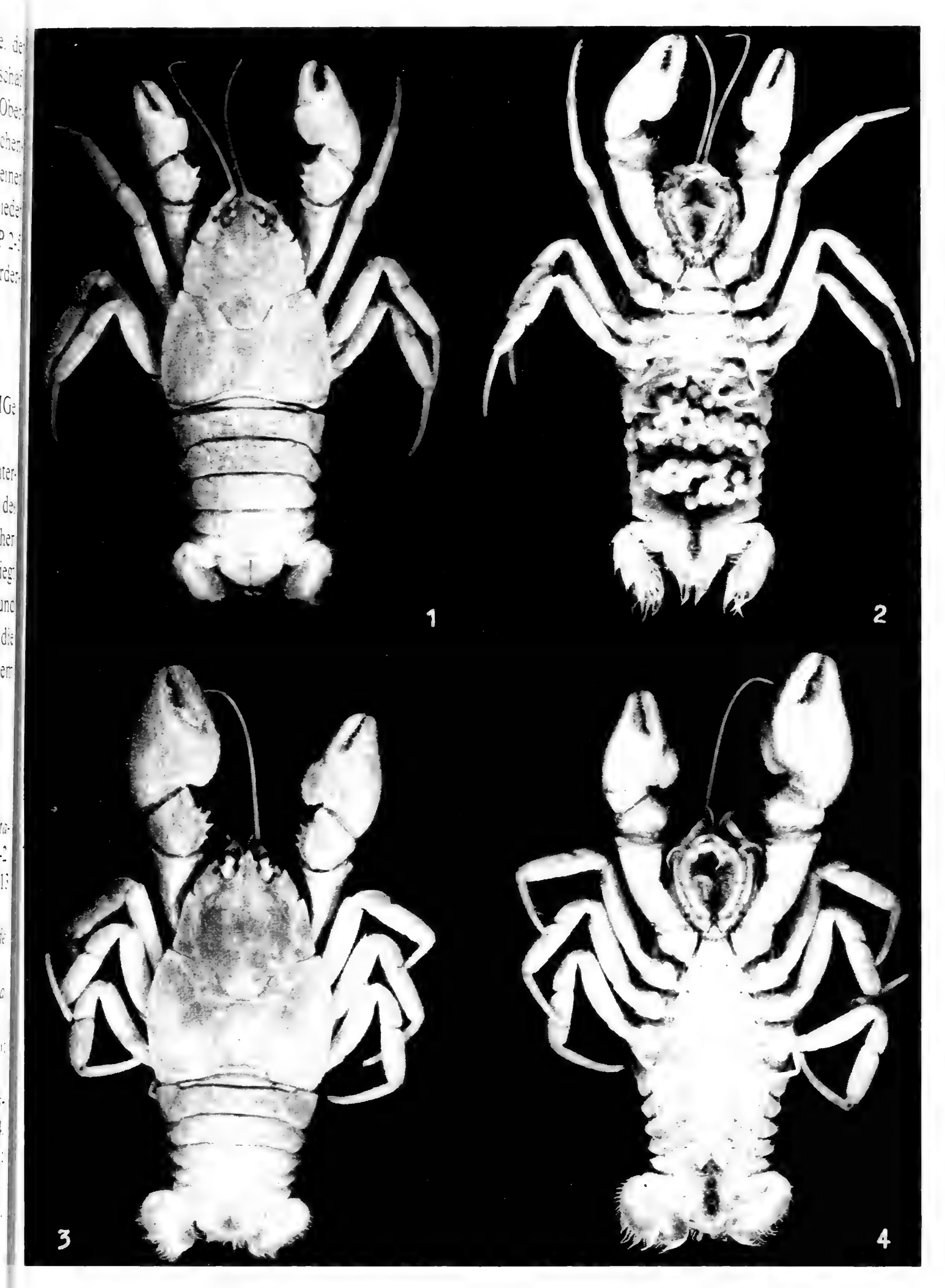


FIG. 1: *Aegla cavernicola* n. sp., Holotypus, Oberseite.
FIG. 2: *Aegla cavernicola* n. sp., Holotypus, Unterseite.
FIG. 3: *Aegla strinatii* n. sp., Holotypus, Oberseite.
FIG. 4: *Aegla strinatii* n. sp., Holotypus, Unterseite.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 79, fasc. 1, n° 16: 419-499. — Mars 1972

Die Entdeckung neuer Arten ungeflügelter terrikoler Insekten in alpinen und hochalpinen Biotopen der Alpen (*Coleoptera, Staphylinidae*, Grossgattung *Leptusa* Kraatz)

(151. Beitrag zur Kenntnis der paläarktischen Staphyliniden)

von

Otto SCHEERPELTZ
Wien

Wie ich es in den Vorbemerkungen zu meiner Arbeit „Die von Herrn A. Linder auf dem Gebiete der Schweiz entdeckten neuen Arten von Staphyliniden" (1965, Mitteil. Schweiz. Entom. Gesellsch., XXXVIII., p. 247-288) auf p. 247—248 ausgesprochen und vorausgesagt habe, sind bei exakten Bodenuntersuchungen mit modernen Methoden in alpinen und hochalpinen Biotopen der Gebirgsmassive der Alpen im allgemeinen und jenen der Westalpen im besonderen noch sehr viele Entdeckungen zu machen.

So haben die beiden Herren Dr. Cl. Besuchet und A. Comellini vom Muséum d'Histoire naturelle de Genève während des letztvergangenen Jahrzehntes sich besonders den Untersuchungen dieser alpinen und hochalpinen Biotope in den Westalpen, vornehmlich natürlich in den Hochgebirgsmassiven der Schweiz, aber auch zum Teil in den benachbarten Gebieten Nord-Italiens und Frankreichs gewidmet. Die Ergebnisse dieser mühevollen Bergwanderungen und der noch viel mühevolleren Arbeiten im Gelände waren unter anderem eine grosse Zahl von Neuentdeckungen alpiner Arten der Staphyliniden-Grossgattung **Leptusa** Kraatz.

Diese alpinen Leptusen-Arten sind durchaus sehr kleine, ungeflügelte, im nicht vergletschert gewesenen Boden der Gebirgsmassive lebende, kleinäugige oder gar fast blinde, wenig bewegliche Tiere, die infolge ihrer ausserordentlich geringen Migrationsfähigkeit und ihrer engsten Abhängigkeit von den biotischen und abiotischen Faktoren ihrer Biotope nur in ganz eng begrenzten Bereichen der Hochgebirgswelt noch Lebensmöglichkeiten gefunden haben. Für sie ist das Überschreiten eines die Gebirgsmassive durchschneidenden Tales, gar wenn es einst einen Gletscher barg, ja, selbst einer tieferen Einsenkung eines Passes ganz unmöglich. Sie dürften aller Wahrscheinlichkeit nach als Abkömmlinge postglazialer Relikte einer alten Fauna präglazialer Epochen anzusehen sein. Zumindest haben dies vor einiger Zeit Funde im Grossglockner-Gebiet der Ostalpen bestätigt, wo diese winzigen, mikrophthalmen und ungeflügelten Tiere in den letzten Rasen-, Moos- und Flechten-Resten auf schmalen, südlich exponierten Felsbändern hoch über dem „ewigen Eis“ der Gletscher, auf sogenannten Nunatakern, gefunden worden sind. Dorthin konnten sie nach der Vergletscherung des Hochgebirges unmöglich gelangt sein, sondern mussten dort wohl als Abkömmlinge der einst dort vorhanden gewesenen, jetzt ganz lokal isolierten Bodenfauna die Epochen der Glazialzeiten überdauert haben.

Die engen Bindungen dieser Tiere an meist ganz kleine Bereiche der Hochgebirgswelt, ihr oft sehr eng begrenztes, sozusagen endemisches Vorkommen auf einzelnen, voneinander durch Ereignisse in vergangenen Epochen der Erdgeschichte durch längere Zeiten getrennt oder isoliert gewesenen Gebirgsmassiven erleichtert übrigens mitunter auch die Trennung der meist ektoskelettal schwierig zu unterscheidenden Arten.

Die Ostalpen, besonders die Gebirgsmassive Österreichs, sind nach solchen alpinen und hochalpinen Bodentieren schon zum grössten Teile, wenn auch noch nicht vollständig, untersucht; die Alpen der Schweiz und ihrer benachbarten Gebiete aber bedürfen noch sehr vieler Untersuchungen, weil von dort bisher nur ganz vereinzelte Arten von ganz wenigen Gebirgsmassiven bekannt geworden sind. Die mühevollen Erschliessungsarbeiten der beiden Herren des Genfer Museums stellen einen ersten, grossartigen Erfolg dieser neuen Untersuchungen dar, denn es gelang ihnen allein 27 neue, bisher überhaupt noch unbekannt gewesene Arten dieser terrikolen, alpinen und hochalpinen Tiere zu entdecken und überdies noch 19 Arten zwar bereits bekannt gewesener, aber auch nur erst zum Teil bekannt gemachter Arten wieder aufzufinden. Von diesen letztgenannten 19 Arten sind nämlich erst 9 Arten beschrieben und 10 Arten müssen noch beschrieben werden.

Die Untersuchungsergebnisse der beiden Herren können daher nicht hoch genug eingeschätzt werden, weil sie in Zukunft zur Lösung einer ganzen Reihe von Problemen der Erdgeschichte, Paläogeographie und Paläoklimatologie beitragen werden.

DIE NEUENDECKTEN ODER WIEDERAUFGEFUNDENEN, ALPINEN UND HOCHALPINEN ARTEN DER GROSSGATTUNG LEPTUSA KRAATZ.[1]

1. **Leptusa** (Subgen. **Pisalia** MULSANT-REY) **globulicollis** MULSANT-REY (1871, Hist. nat. Col. France, Brévipennes, Aléochariens, V., p. 235)

Die Art ist über den West- und Nord-Rand fast des ganzen Alpenbogens, von den Basses Alpes, Alpes de la Drôme, Isère, Savoyen, über den Jura, die Vogesen, den Schwarzwald, die Nordschweizer-, Nordtiroler- und Bayerischen-Alpen bis in die Voralpen des östlichen Oberösterreich verbreitet.

Die Art hat mir jetzt von folgenden Fundorten vorgelegen:

Nord-Tirol: Grubigstein bei Lermoos, 2150 m, 8.VIII.67, A. Comellini (1 ♂)
Vorarlberg: Idalpe bei Ischgl, 2400 m, 9.VII.62, A. Comellini (1 ♂, 1 ♀)
Schweiz: Kt. Apenzell, Säntis, Lisengtal, 2450 m, VII.67, Toumayeff (1 ♀)
Kt. Uri, Süsten, 2000 m, 12.VII.67, A. Comellini (3 ♂♂)
Kt. Bern, Süsten, 2000 m, 12.VII.62, A. Comellini (1 ♂, 1 ♀)
Kt. Bern, Brienz, Rothorn, 2200 m, 8.I.65, Toumayeff (1 ♀)
Kt. Unterwalden, Pilatus, 2000 m, 20.VII.62, Dr. Besuchet (2 ♂♂)
Kt. Waadt, Anzeinidaz, 2150 m, 11.IX.61, Dr. Besuchet (2 ♀♀)
ibid., 2000 m, 4.VIII.54, Dr. Besuchet (1 ♂)
ibid., 2000 m, 31.VII.55, Dr. Besuchet (1 ♂)

2. **Leptusa (Parapisalia** SCHEERPELTZ, 1966. Verh. zool. bot Ges. Wien, 105-106: 18) **arulensis** SCHEERPELTZ nov. spec.

Ganz hell rötlichbraun, der Kopf und das dritte bis fünfte freiliegende Abdominalsegment sind schwarzbraun, das Abdominalende ist hell rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Hinterrande der Augen über die Wölbungen bis zur Basalrandung gemessen, etwa dreimal länger als die von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite

[1] Die Holotypen, die Allotypen und der Grossteil der Paratypen der neuen Arten, die von den Herren Besuchet, Comellini und Toumayeff gesammelt worden sind, befinden sich in der Sammlung des Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

des Kopfes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem feinst rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur sehr schwach glänzenden Grunde äusserst fein, in der Mikroskulptur kaum erkennbar, weitläufig punktiert. In den Pünktchen inseriert eine feine, kurze, helle, von hinten nach innen vorn gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind ziemlich lang und schlank, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes etwas überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist um ganz wenig mehr wie zweimal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas kürzer und schwächer als das erste Glied, gleichfalls etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas kürzer und etwas schwächer als das zweite Glied, um etwas mehr wie um die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes und halb so lang wie dieses Glied, so lang wie breit; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwa die Hälfte breiter als lang erscheint; das Englied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder tragen an ihren Endkanten längere, feine, helle Sinneshaare und sind vom vierten Glied an ausserdem mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss leicht quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Länge gelegene Breite ist um etwa ein Sechstel grösser als seine Mittellänge, seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent und abgerundet zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten stärker konvergent und fast geradlinig über die in der Anlage stumpfwinkeligen, aber abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat vor der Mitte seines Basisrandes einen kleinen, flachen Eindruck; seine Oberfläche ist wie jene des Kopfes auf einem rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur sehr schwach glänzenden Grunde fein und weitläufig, ganz wenig stärker und deutlicher als auf der Oberfläche des Kopfes, punktiert. In den Pünktchen inseriert eine kurze, feine, helle, nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgerundeten Schultern und nach hinten leicht divergenten Seitenkonturen; ihre Schulterlänge erreicht etwa zwei Drittel der Halsschildmittellänge und ihre grösste Breite in einer Querlinie vor den kaum ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt so gross wie ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt und jede hat vor den Hinterwinkeln einen flachen Schrägeindruck. Die Oberflächen der Flügeldecken sind auf einem gleichfalls rundnetzmaschig mikroskulptierten, aber etwas

glänzenden Grunde weitläufig mit gröberen Körnchenpunkten besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine feine, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Gesamtbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur schwach divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur wenig grösser ist als seine Basisbreite. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben je eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem unendlich fein mikroskulptierten, fast glatten, glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Parapisalia** Scheerpeltz gebildet, die Hintertarsen sind viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen ragt das letzt Abdominalsternit, zu seinem Ende etwas enger abgerundet als beim Weibchen, aus dem Abdominalende etwas weiter hervor.

Länge: 2,25—2,5 mm.

Von der Art liegt mir 1 ♂ (Holotypus) und 1 ♀ (Allotypus) vor, die von Dr. Pechlaner, Innsbruck, am 20.VII.1933 im Arlberggebiete, zwischen der Passhöhe und der Stuttgarter Hütte aufgefunden worden sind. Die Typen befinden sich in meiner Sammlung.

Nun liegen mir aus den neuen Aufsammlungen 2 ♂♂ (Paratypen) vor, die am 7.VII.62 in 2150 m Höhe auf dem Galzig über St. Christophen am Arlberg von Herrn A. Comellini aufgefunden worden sind.

3. **Leptusa (Parapisalia** SCHEERPELTZ) **saentisensis** nov. spec.

Ganz dunkel-bis schwarzbraun, das Abdominalende ist heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Hinterrande der Augen über die Wölbungen bis zur Halsrandungskante gemessen, nicht ganz dreimal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem rundnetzmaschig mikroskulptierten, etwas glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte erreichen aber kaum ein Drittel der Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind etwa zweimal so gross wie die Punktdurchmesser.

In den Punkten inseriert eine kurze, feine, helle Behaarung, die von hinten nach innen vorn gelagert ist.

Die Fühler sind ziemlich lang und schlank, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes etwas überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und etwas kürzer als das erste Glied, aber gleichfalls etwa zweimal länger als breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist kaum schwächer und so lang wie das zweite Glied, ebenfalls etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes, etwa halb so lang wie dieses Glied, so lang wie breit; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwa die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das zehnte Glied und fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder tragen an ihren Endkanten feine, längere, helle Sinneshaare und sind vom vierten Glied an überdies mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss leicht quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Mittellänge gelegene Breite ist nur sehr wenig grösser als seine Mittellänge. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite kurz konvex nach vorn abgerundet zum nach vorn leicht konvexen Vorderrande, nach hinten etwas stärker konvergent und fast geradlinig über die in der Anlage stumpfwinkeligen, aber abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat in der Längsmitte vor der Mitte des Hinterrandes eine schwache Abflachung. Die Oberfläche des Halsschildes ist auf einem rundnetzmaschig mikroskulptierten, aber viel schwächer als die Oberfläche des Kopfes glänzenden Grunde fein und nicht dicht, etwas deutlicher als dort punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, kurze, helle, nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgerundeten Schultern und nach hinten schwach divergenten Seitenkonturen, ihre Schulterlänge erreicht etwa zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre Gesamtbreite in einer Querlinie vor den leicht ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt grösser als ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite; ihre Oberseite ist flach gewölbt und hat einen schwachen Eindruck vor den Hinterwinkeln; ihre Oberflächen sind auf einem fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, etwas stärker als auf dem Vorderkörper glänzenden Grunde weitläufig mit Körnchenpunkten besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur schwach divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur um etwa ein Viertel grösser ist als seine Breite an seiner Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen ziemlich kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben je eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem ausserordentlich fein mikroskulptierten, fast glatt erscheinenden und glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In den Pünktchen inseriert eine feine, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Parapisalia** Scheerpeltz gebildet, die Hintertarsen sind viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen tritt das letzte Abdominalsternit, zu seinem Ende etwas enger abgerundet als beim Weibchen, aus dem Abdominalende etwas weiter hervor.

Länge: 2,25—2,5 mm.

Von der neuen Art fanden sich in der in meiner Sammlung eingebauten coll. Skalitzky zwei ziemlich alte Stücke (1 ♂ Holotypus, 1 ♀ Allotypus), die nur die Fundortbezeichnung „Schweiz. Säntis“ tragen und vor langer Zeit von Dr. Bernhauer als **L. Simoni** Eppelsheim bestimmt worden waren.

Jetzt liegen mir aus den neuen Aufsammlungen 4 ♂♂ (Paratypen) vor, die von Herrn A. Comellini am 10.VII.67 in 2400 m Höhe auf dem Lisen-Grat des Säntis-Massives (Kt. Appenzell) aufgefunden worden sind.

4. **Leptusa** (Subgen. **Parapisalia**) **toumayeffi** nov. spec.

Ganz schwarzbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb, die Fühler sind zum Ende angedunkelt.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit verhältnismässig grossen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser fast die Länge des dritten Fühlergliedes erreichen. Die leicht gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Hinterrande der Augen bis zur Basalrandungskante gemessen, nicht ganz dreimal länger als die von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist ziemlich gewölbt, seine Oberfläche ist auf fast glattem Grunde fein und nicht dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind etwas kleiner als die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, ihre durchschnittlichen Zwischenräume sind etwa doppelt so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine feine, helle, von hinten schräg nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig lang und kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes etwas überragen. Das erste, gestreckt-verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa doppelt länger als an seinem Ende breit; das zweite, gleichfalls gestreckt-verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und etwas kürzer als das erste Glied, gleichfalls etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das verkehrt-kegelstumpfförmige dritte Glied ist noch etwas schwächer und noch etwas kürzer als das zweite Glied, nicht ganz doppelt länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist halb so lang wie das dritte Glied und von der Breite des Endes dieses Gliedes, ganz schwach quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge, mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied um nicht ganz die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied, um die Hälfte länger als dieses Glied, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, längeren, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an ausserdem mit einer äusserst feinen hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss schwach quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste Breite in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge ist um etwa ein Fünftel grösser als seine Mittellänge und etwas grösser als die grösste Kopfbreite, seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz und schwach konvergent über die abgerundeten Vorderwinkel zum gerade quer abgestutzten Vorderrande, nach hinten stärker konvergent und fast geradlinig über die in der Anlage stumpfwinkeligen, aber nur eng abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat vor der Mitte des Hinterrandes eine kleine, noch stärker abgeflachte Stelle. Die Oberfläche des Halsschildes ist auf fast glattem, glänzendem Grunde noch etwas stärker und noch etwas weitläufiger als die Oberfläche des Kopfes punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, von der Mitte schräg nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein, dicht und fein skulptiert, fast matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss schwach quer-rechteckig, mit etwas ausgeprägten Schultern und nach hinten kaum divergenten Seitenkonturen; ihre Schulterlänge ist nur sehr wenig kleiner als die Halsschildmittellänge, ihre Gesamtbreite in einer Querlinie vor den am Hinterrande ziemlich tief ausgerandeten Hinterwinkeln ist nur wenig grösser als die Schulterlänge, aber etwas kleiner als die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist leicht längszylindrisch gewölbt, ihre Oberflächen sind auf fast glattem, glänzendem Grunde noch etwas stärker und noch etwas weitläufiger als der Halsschild, aber mit feinem Körnchenpunkten punktiert. Auf den feinen Körnchenpunkten inseriert eine feine ziemlich lange, helle, nach schräg hinten aussen gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind auf ganz kurze Lappen reduziert.

Das in seinen Seitenkonturen nach hinten etwas erweiterte, am Ende stumpf zugespitzte Abdomen ist an der Basis so breit wie die Gesamtbreite der Flügeldecken, seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites ist um etwa die Hälfte grösser als seine Basisbreite. Die Pleurite und Epipleurite sind kräftig entwickelt, so dass das Abdomen ziemlich stark gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben je eine ziemlich tiefe Basalquerfurche, der gerade quer abgestutzte Hinterrand des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites trägt keinen feinen, hellen Hautsaum an seinem Hinterrande. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, fast glatten Grunde fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, schüttere, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Parapisalia** gebildet, die Hintertarsen sind viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Weibchen ist das letzte Abdominalsternit zum Ende breit und flach abgerundet und ragt aus dem Abdominalende kaum hervor. Das Männchen ist noch unbekannt.

Länge: 2,25 mm

Von der neuen Art liegt mir ein Weibchen (Holotypus) vor, das von Herrn Toumayeff in den Bergen der Umgebung von Flims in 2600 m Höhe im Juli 1967 aufgefunden worden ist.

5. **Leptusa (Parapisalia) notabilis** nov. spec.

Ganz schwarzbraun, mitunter dunkel rotbraun, dann mit dunklem Kopf und einem dunklen Ring vor dem Abdominalende, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist verhältnismässig gross, im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit ziemlich kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser etwas grösser sind als die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die ziemlich gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Halsrandungskante gemessen, etwa viermal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist ziemlich gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem äusserst fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur sehr schwach glänzenden Grunde sehr fein und ziemlich dicht punktiert; die Durchmesser der Punkte sind etwa so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, ihre durchschnittlichen Zwischenräume sind so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine feine, helle, nach schräg vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind ziemlich lang und schlank, sie würden zurückgelegt die Hinterwinkel des Halsschildes etwas überragen. Das erste Glied ist ziemlich lang

flach-verkehrt-kegelstumpfförmig, etwa zweiundeinhalbmal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied hat etwa zwei Drittel der Länge des ersten Gliedes und ist etwas schwächer als dieses Glied, etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer und kürzer als das zweite Glied und auch etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist etwa halb so lang wie das dritte Glied, etwas stärker als das Ende dieses Gliedes, aber noch etwas länger als breit; die folgenden Glieder nehmen ganz wenig an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied nur um etwa ein Viertel breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied, fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, seine Endhälfte ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, längeren, hellen Sinneshaaren besetzt, überdies vom vierten Glied an mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss sehr schwach quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vordeste Viertel seiner Mittellänge gelegene Breite ist nur um etwa ein Achtel grösser als seine Mittellänge und etwas grösser als die grösste Kopfbreite. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent und eng abgerundet zum nach vorn schwach konvexen Vorderrande, nach hinten stärker konvergent und eine Spur konkav ausgebuchtet über die abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat vor der Mitte des Hinterrandes eine kleine Abflachung. Die Oberfläche des Halsschildes ist auf einem äusserst fein mikroskulptierten, nur sehr schwach glänzenden Grunde äusserst fein, in der Mikroskulptur nur schwer erkennbar, weitläufig und viel feiner als die Oberfläche des Kopfes punktiert. In den Pünktchen inseriert eine feine, helle, nach schräg hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein, dicht und fein skulptiert, fast matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten schwach divergenten Seitenkonturen; ihre Schulterlänge erreicht nur etwa zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre Gesamtbreite in einer Querlinie vor den kaum ausgerandeten Hinterwinkeln ist um etwa die Hälfte grösser als ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberfläche ist auf einem äusserst fein mikroskulptierten, nur sehr schwach glänzenden Grunde mit feinen Körnchenpunkten sehr weitläufig punktiert. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine feine, helle, schüttere, nach schräg hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte, nach hinten leicht erweiterte Abdomen ist an der Basis

so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten bis zum gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites etwas divergent, seine Breite ist dort um etwa ein Drittel grösser als seine Basisbreite. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben je eine schmale Basalquerfurche, die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen kräftig gerandet erscheint. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein querwellig mikroskulptierten, nur schwach glänzenden Grunde sehr fein und weitläufig punktiert. In den Pünktchen inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten der Subgenus **Parapisalia** gebildet, die Hintertarsen sind wie dort viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen tritt das letzte Abdominalsternit, zum Ende etwas enger abgerundet, aus dem Abdominalende leicht hervor, wogegen es beim Weibchen flacher abgerundet aus dem Abdominalende kaum hervorragt.

Länge: 2,65—2,75 mm.

Von der auffallenden neuen Art liegen mir ein ♂ (Holotypus), 5 ♂♂, 3 ♀♀ (Paratypen) vor, die in etwa 3200 m Höhe am 28.VIII.69 von Dr. Besuchet in den Graubündner-Alpen auf dem Gebirgsmassiv des Munt Pers aufgefunden worden sind. Ausserdem 1 ♀ (Allotypus), das am 24.VIII.68 von ihm in den Graubündner-Alpen in 2500 m Höhe auf dem Gebirgsmassiv des Munt la Schera aufgefunden worden ist.

6. **Leptusa (Parapisalia) grisonensis** nov. spec.

Ganz dunkel rötlichbraun bis schwarzbraun, das Abdominalende ist meist heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit ziemlich kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser kaum so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die stark konvex gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrande bis zur Basalrandung gemessen, gut viermal so lang wie die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist ziemlich stark gewölbt und hat beim ♂ auf dem Scheitel öfter die Andeutung eines ganz schmalen Längseindruckes; seine Oberfläche ist auf einem sehr fein querwellig mikroskulptierten Grunde äusserst fein und nicht dicht punktiert, die Durchmesser der Pünktchen sind nur etwa halb so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, ihre durchschnittlichen Zwischenräume sind etwa doppelt so gross wie die Durchmesser der Pünktchen. In den Pünktchen inseriert eine feine, helle, schräg nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und ziemlich kräftig, sie würden zurückgelegt etwa die Hinterwinkel des Halsschildes erreichen. Das erste, verkehrt-

kegelstumpfförmige Glied ist nicht ganz doppelt so lang wie an seinem Ende breit; das verkehrt-kegelstumpfförmige zweite Glied ist etwas schwächer als das erste Glied, hat nur etwa zwei Drittel der Länge dieses Gliedes und ist gleichfalls nicht ganz doppelt länger als breit; das verkehrt-kegelstumpfförmige dritte Glied ist erheblich schwächer als das zweite Glied, hat nur etwa zwei Drittel der Länge dieses Gliedes und ist um etwa die Hälfte länger als breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes und so lang wie breit, im Umriss quadratisch; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied etwa um die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist noch etwas breiter als das vorhergehende Glied und fast doppelt so lang wie dieses Glied, zum Ende kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit längeren, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an überdies mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss leicht quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Fünftel grösser als seine Mittellänge und so gross wie die grösste Kopfbreite; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz leicht konvergent und dann breit abgerundet zum nach vorn leicht konvexen Vorderrande, nach hinten etwas stärker konvergent und dann stärker abgerundet zu dem nach hinten leicht konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt, seine Längsmitte ist etwas stärker abgeflacht und hat vor der Mitte des Hinterrandes einen kleinen, queren, schwachen, flachen Eindruck. Die Oberfläche des Halsschildes ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, nur schwach glänzenden Grund äusserst fein und sehr weitläufig punktiert. In den Pünktchen inseriert eine feine, helle, nach schräg hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein, dicht und fein skulptiert, fast matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten leicht divergenten Seitenkonturen, ihre Schulterlänge hat etwa zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre Gesamtbreite in einer Querlinie vor den kaum ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt so gross wie die Schulterlänge und etwas grösser als die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist etwas abgeflacht und jede hat vor den Hinterwinkeln einen Eindruck, wodurch der Bereich um das Schildchen etwas flach beulenartig, die Seitenränder vor den Hinterwinkeln etwas längswulstig aufgretrieben erscheinen. Die Oberflächen der Flügeldecken sind auf einem kräftig rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur schwach glänzenden Grunde ziemlich weitläufig von kräftigen Körnchenpunkten bedeckt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine feine, helle, schräg nach hinten aussen gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist nach hinten nur schwach erweitert, seine Basisbreite ist fast so gross wie die Gesamtbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur sehr schwach divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur um nicht ganz ein Viertel grösser ist als seine Breite an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind verhältnismässig schwach entwickelt, so dass das Abdomen ziemlich schmal gerandet erscheint. Die Tergite haben vom ersten bis zum fünften freiliegenden Tergit eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber ziemlich stark glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, schüttere, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Parapisalia** gebildet, die Hintertarsen sind viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen tritt das zu seinem Ende enger abgerundete letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas deutlicher hervor, wogegen es beim Weibchen breiter und flacher abgerundet ist und aus dem Abdominalende kaum hervortritt.

Länge: 2,25—2,5 mm.

Von der neuen Art liegen mir 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus), 9 ♂♂, 2 ♀♀ (Paratypen) vor, die von Dr. Besuchet in 2700 m Höhe auf dem Gebirgsmassiv des Umbrail in den Graubündner-Alpen am 25.VIII.68 aufgefunden worden sind. Weiterhin sind von ihm 1 ♀ (Paratypus) am 23.VIII.65 auf dem Gebirgsmassiv des Buffalora, 2 ♂♂ (Paratypen) in 2500 m Höhe am 24.VIII.68 auf dem Gebirgmassiv des Munt la Schera, 6 ♂♂, 2 ♀♀ (Paratypen) in 2050 m Höhe am Lac de Cavloc des Maloja-Gebietes am 27.VIII.69, und schliesslich 3 ♂♂, 3 ♀♀ (Paratypen) in 2050 m Höhe am 29.VIII.68 in den Gebirgen um das Val d'Arva, alles in den Graubündner-Alpen, aufgefunden worden.

7. **Leptusa (Parapisalia) repentina** nov. spec.

Ganz schwarzbraun, das Abdominalende ist meist etwas heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser etwas grösser sind als die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Kopfbasisrandung gemessen, etwa dreimal länger als der von oben sichtbare Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist ziemlich gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur schwach glänzenden Grunde fein und dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind etwa so gross wie die Durchmesser der Corneal-

facetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind etwas grösser als die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine feine, kurze, helle Behaarung, die von hinten nach vorn innen gelagert ist.

Die Fühler sind verhältnismässig lang und schlank, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes etwas überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas mehr wie doppelt länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und kürzer als das erste Glied, etwa doppelt länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer und erheblich kürzer als das zweite Glied, um etwa die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes, aber noch um eine Spur länger als breit; die folgenden Glieder nehmen allmählich etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwas mehr wie um ein Drittel breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied, fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit längeren, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an ausserdem mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist nur schwach quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Mittellänge gelegene Breite ist nur ganz wenig grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent und abgerundet zum nach vorn flach konvexen Vorderande, nach hinten stärker konvergent und fast geradlinig über die in der Anlage deutlich stumpfwinkeligen, aber abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat in der Längsmittellinie einen hinten breiteren, nach vorn schmäler werdenden, sehr seichten Mittellängseindruck und an der Basis jederseits vor den Hinterwinkeln einen kurzen Schrägeindruck. Die Oberfläche des Halsschildes ist auf einem kräftig rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur sehr schwach glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht punktiert. In den Punkten inseriert eine schüttere, helle, nach schräg hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein, dicht skulptiert, fast matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss stark quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten ziemlich stark divergenten Seitenkonturen, ihre Schulterlänge erreicht kaum zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre grösste Breite in einer Querlinie vor den leicht ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt grösser als ihre Schulterbreite und etwas grösser als die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem kräftig rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur sehr schwach glänzenden Grunde mit kräftigen Körnchenpunkten weitläufig besetzt.

Auf den Körnchenpunkten inseriert eine schüttere, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen hat nach hinten ziemlich divergente Seitenkonturen, seine Basis ist nur wenig schmäler als die grösste Gesamtbreite der Flügeldecken, aber die Breite des gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrandes des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites ist fast doppelt so gross wie seine Basisbreite. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen ziemlich kräftig gerandet erscheint. Die Oberseiten der Tergite haben auf dem ersten bis fünften freiliegenden Tergite eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Parapisalia** gebildet, an den Hintertarsen ist die Länge viel geringer als die Länge der Hinterschienen.

Beim Männchen ragt das zum Ende viel enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdomen etwas hervor, wogegen es beim Weibchen viel breiter und flach abgerundet ist und aus dem Abdominalende kaum hervortritt.

Länge: 2,25—2,5 mm

Von der neuen Art liegt mir 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus) und 2 ♀♀ (Paratypen) vor, die von Herrn A. Comellini in den Berner Hochalpen, First über Grindelwald, in 2250 m Höhe am 13.V.67 aufgefunden worden sind.

8. **Leptusa (Parapisalia) besucheti** nov. spec.

Ganz schwarzbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist stark quer-elliptisch, mit kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser aber etwas grösser sind als die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die stark gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Kopfrandungskante gemessen, etwa dreimal länger als die von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist ziemlich gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, daher nur ganz schwach glänzenden Grunde dicht und ziemlich kräftig punktiert; die Durchmesser der Punkte sind um fast die Hälfte grösser als die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine kurze, ziemlich dichte, helle, nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind ziemlich lang und schlank, sie würden zurückgelegt die Hinterwinkel des Halsschildes weit überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpf-

förmige Glied ist etwas mehr wie doppelt länger als breit; das verkehrt-kegelstumpfförmige zweite Glied ist etwas schwächer, aber erheblich kürzer als das erste Glied, kaum doppelt länger als breit; das verkehrt-kegelstumpfförmige dritte Glied ist noch etwas schwächer und kürzer als das zweite Glied, gleichfalls etwa doppelt länger als breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes, aber noch eine Spur länger als breit; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwa ein Drittel breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit längeren, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an überdies mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss nur schwach verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Fünftel der Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Fünftel grösser als seine Mittellänge; die Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent und zum nach vorn flach konvexen Vorderrande abgerundet, nach hinten ziemlich stark konvergent und fast geradlinig über die in der Anlage stumpfwinkeligen, aber abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat in der Längsmittellinie ein kurzes Stückchen eines schmalen, flachen Längseindruckes. Die Oberfläche des Halsschildes ist auf einem ziemlich kräftig rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur sehr schwach glänzenden Grund in Stärke und Anordnung ähnlich wie auf der Oberfläche des Kopfes punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, schräg nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein, dicht skulptiert, fast matt.

Die Flügeldecken sind ziemlich kurz und stark quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten ziemlich stark divergenten Seitenkonturen; ihre Schulterlänge ist nur etwa halb so lang wie die Halsschildmittellänge, ihre grösste Breite in einer Querlinie vor den leicht ausgerandeten Hinterwinkeln ist etwas mehr wie doppelt so gross wie ihre Schulterlänge. Die Oberseite der Flügeldecken ist auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde mit groben Körnchenpunkten weitläufig bedeckt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine feine, kurze, nach hinten gelagerte, helle Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Am kräftigen Abdomen, dessen Basis etwas schmäler als die Hinterrandbreite der Flügeldecken ist, sind die Seitenkonturen nach hinten etwas divergent, so dass die Breite des Abdomens am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites um etwa ein Drittel grösser ist als seine Basisbreite. Die Pleurite und Epipleurite

sind gut entwickelt, so dass das Abdomen ziemlich kräftig gerandet erscheint. Die Oberseiten des ersten bis vierten freiliegenden Tergites haben eine ziemlich tiefe Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine schüttere, ziemlich lange, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Parapisalia** gebildet, die Hintertarsen sind wie dort viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Weibchen tritt das an seinem Hinterrande breit und ziemlich flach abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende nur sehr wenig hervor. Das Männchen ist noch nicht bekannt.

Länge: 2,25—2,5 mm.

Von der neuen Art liegen mir ein ♀ (Holotypus) und zwei ♀♀ (Paratypen) vor, die von Dr. Besuchet am 29.VI.62 in etwa 2000 m Höhe auf dem Simplon-Massiv im Wallis aufgefunden worden sind.

9. **Leptusa (Parapisalia) linderiana** Scheerpeltz
(1965, Mitteil. Schweiz. Ent. Ges. 38: 262)

Die Art wurde von Herrn Sekundarlehrer A. Linder, Uettligen b. Bern, in einem ♂ (Holotypus) und einem ♀ (Allotypus) in den Walliser-Alpen auf den Bergmassiven um das Saas-Tal bei Saas-Fee und Saas-im-Grund im VII.1951 entdeckt.

Nun liegen mir 2 ♂♂ vor, die von Herrn Toumayeff im VIII.67 in etwa 2150 m Höhe im gleichen Gebiete bei Almagel wiederaufgefunden worden sind.

10. **Leptusa (Parapisalia) ilsae** Bernhauer
(1935, Koleopt. Rundschau, 21: 124)

Die Art wurde von Dr. Bernhauer nach von ihm auf der Riffelalpe bei Zermatt in den Walliser Alpen in etwa 2000 m Höhe am 11.VII.1929 aufgefundenen Exemplaren beschrieben. Paratypen befinden sich in meiner Sammlung.

Nun liegen mir von den neuerlichen Aufsammlungen der Herren des Genfer Museums 3 ♂♂ am 24.VII.66 und 1 ♀ am 13.VII.66 von Herrn A. Comellini auf der Riffelalpe in etwa 2200 m Höhe aufgefunden vor. Ebenso ein am 25.VIII.66 von ihm in etwa 2600 m Höhe am Schwarzsee über Zermatt aufgefundenes ♀.

11. **Leptusa (Parapisalia) fauciumbernardi** nov. spec.

Ganz dunkelbraun, der Kopf und die beiden vorletzten Abdominalsegmente sind schwarzbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit sehr kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser kaum so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, etwa viermal länger als die von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist ziemlich flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde verhältnismässig kräftig, aber sehr weitläufig punktiert, die Durchmesser der Punkte sind fast so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die Zwischenräume zwischen den Punkten sind aber etwa zwei- bis dreimal so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine kurze, schüttere, helle Behaarung, die nach vorn innen gelagert ist.

Die Fühler sind verhältnismässig kräftig, aber nicht sehr lang, sie würden zurückgelegt die Hinterwinkel des Halsschildes kaum überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa zweiundeinhalbmal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und etwas kürzer als das erste Glied, etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer und etwas kürzer als das zweite Glied, gleichfalls etwa zweimal länger als breit; das vierte Glied ist nur halb so lang wie das dritte Glied, so breit wie das Ende dieses Gliedes, so lang wie breit; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge, aber etwas mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwas mehr wie um ein Drittel breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und um etwa die Hälfte länger als dieses Glied, sein Ende ist ogival abgerundet. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit etwas längeren, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt und überdies vom vierten Glied an mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Viertel grösser als seine Mittellänge. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite kurz konvergent über die abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten geradlinig und schwächer konvergent über die abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde ähnlich wie der Kopf punktiert, trägt aber mitunter ausserdem einzelne, sehr grob und tief eingestochene, unregelmässig angeordnete Grübchenpunkte jederseits der Mittellängslinie. In der Punktierung inseriert eine kurze, helle, schräg nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert, fast ganz matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss ziemlich stark quer-trapezoidal,

mit abgeschrägten Schultern und nach hinten stark divergenten Seitenkonturen; ihre Schulterlänge erreicht nur etwa zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre Gesamtbreite ist doppelt so gross wie ihre Schulterlänge und etwas grösser als die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt und jede hat meist einen kleinen Schrägeindruck von den Schultern zur Mitte der Naht und einen Schrägeindruck von den Mitten der Seiten zu den Nahtwinkeln, wodurch die dazuwischen liegenden Teile etwas aufgewölbt erscheinen. Die Oberflächen der Flügeldecken sind auf einem fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde weitläufig mit kräftigen Körnchenpunkten besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine kurze, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur leicht divergent, so dass das Abdomen am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur um nicht ganz ein Drittel breiter als an der Basis ist. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, wodurch das Abdomen ziemlich kräftig gerandet erscheint. Die Tergite haben vom ersten bis zum fünften freiliegenden Tergit eine ziemlich tiefe Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Parapisalia** gebildet, die Hintertarsen sind wie dort viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen ragt das zum Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit deutlich etwas aus dem Abdominalende hervor, wogegen es beim noch unbekannten Weibchen wahrscheinlich viel breiter und flacher abgerundet sein und kaum aus dem Abdominalende hervortreten dürfte.

Länge: 2 mm.

Von der neuen Art liegt mir 1 ♂ (Holotypus) und 1 ♂ (Paratypus) vor, die von Herrn A. Comellini in etwa 2300 m Höhe am 26.VII.66 im Passgebiet des Grossen St. Bernhard aufgefunden worden sind. Ausserdem 1 ♂ (Paratypus), das von ihm am 1.VI.66 in etwa 2500 m Höhe in der Umgebung von Hospitalet am Grossen St. Bernhard aufgefunden worden ist.

12. **Leptusa (Parapisalia) vallisaquini** nov. spec.

Ganz schwarzbraun oder rotbraun mit dunkelm Kopf und Abdomen, das Abdominalende ist meist heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit kleinen Augen, deren

von oben sichtbare Längsdurchmesser nur so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die flach gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Hinterrande der Augen über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, etwa dreimal länger als die von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist flach gewölbt; seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber etwas glänzenden Grunde beim ♂ ziemlich kräftig und dichter, beim ♀ etwas schwächer punktiert, die Durchmesser der Punkte sind etwas grösser als die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, ihre durchschnittlichen Zwischenräume sind so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine kurze, helle, nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind ziemlich lang und kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes etwas überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa zweiundeinhalbmal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist kaum schwächer, aber etwas kürzer als das erste Glied, etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas kürzer, aber viel schwächer als das zweite Glied, nicht ganz doppelt länger als breit; das vierte Glied ist etwas mehr wie halb so lang wie das dritte Glied, aber etwas breiter als das Ende dieses Gliedes, ganz schwach quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge und etwas an Breite zu, so dass das zehnte Glied um nicht ganz die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied, fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit längeren, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an ausserdem mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Mittellänge gelegene Breite ist nur um etwa ein Dritten grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent über die abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten stärker konvergent und fast geradlinig über die in der Anlage stumpfwinkeligen, aber abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat in der Mittellängslinie meist die Andeutung eines ganz schwachen, schmalen Längseindruckes. Die Oberfläche des Halschildes ist auf einem deutlich rundnetzmaschig mikroskulptierten, aber doch etwas glänzenden Grunde ähnlich wie auf der Oberfläche des Kopfes, beim ♂ kräftiger, beim ♀ etwas schwächer, aber etwas weniger dicht als dort punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, schrägt nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert, fast matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss schwach quer-trapezoidal, mit

abgerundeten Schultern und nach hinten nur schwach divergenten Seitenkonturen; ihre Schulterlänge erreicht fast drei Viertel der Halsschildmittellänge, ihre grösste Breite in einer Querlinie vor den kaum ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast zweimal grösser als ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde nicht dicht mit kräftigen Körnchenpunkten besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine feine, schüttere, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur schwach divergent, so dass das Abdomen am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur um etwa ein Drittel breiter als an seiner Basis ist. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, wodurch das Abdomen ziemlich kräftig gerandet erscheint. Die Abdominaltergite haben vom ersten bis zum vierten freiliegenden Tergit je eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Parapisalia** gebildet, die Hintertarsen sind wie dort viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen ragt das zum Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende meist etwas weiter hervor, wogegen es beim Weibchen viel breiter und flacher abgerundet ist und kaum aus dem Abdominalende hervortritt.

Länge: 2—2,25 mm

Von der neuen Art liegt mir 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus), 2 ♂♂, 19 ♀♀ (Paratypen) vor, die von Dr. Besuchet in 2000 m Höhe am 29.VI.62 auf den das Laquin-Tal säumenden Bergmassiven in den Walliser Alpen aufgefunden worden sind.

13. **Leptusa (Parapisalia) besuchetiana** nov. spec.

Ganz schwarzbraun, das Abdominalende ist oft etwas heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss stark quer-elliptisch, mit verhältnismässig kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser nur so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die ziemlich stark konvexen Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, etwas mehr wie dreimal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist

ziemlich stark gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem fast glatten, glänzenden Grunde fein und ziemlich dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind nur wenig kleiner als die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind etwas grösser als die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine feine, helle, schräg nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt die Hinterwinkel des Halsschildes aber doch etwas überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das verkehrt-kegelstumpfförmige zweite Glied ist nur wenig schwächer, aber etwas kürzer als das erste Glied, gleichfalls etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist erheblich schwächer und kürzer als das zweite Glied, nur um etwas mehr wie um die Hälfte länger als breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes, halb so lang wie dieses Glied, aber noch eine Spur länger als breit; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge, etwas mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwa die Hälfte breiter als lang erscheint; das Englied ist so breit wie das vorhergehende Glied, so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit längeren, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an überdies mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss fast quadratisch-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Fünftel seiner Mittellänge gelegene Breite ist kaum grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent und ziemlich eng abgerundet zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten stärker konvergent und eine Spur konkav ausgebuchtet, dann ziemlich breit abgerundet zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat vor der Mitte des Hinterrandes einen ganz flachen, kleinen Eindruck. Die Oberfläche des Halsschildes ist auf einem fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur ganz schwach glänzenden Grunde in Stärke und Anordnung wie auf der Oberfläche des Kopfes punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, schräg nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein, dicht und fein skulptiert, fast matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten etwas divergenten Seitenkonturen, ihre Schulterlänge erreicht nur etwa zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre Gesamtbreite vor den kaum ausgerandeten Hinterwinkeln ist um fast die Hälfte grösser als ihre Schulterlänge und nur wenig kleiner als die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind

uf einem fein mikroskulptierten, aber etwas glänzenden Grunde weitläufig mit iemlich kräftigen Körnchenpunkten besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert ine feine, helle, schräg nach hinten aussen gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte, nach hinten leicht verbreiterte Abdomen ist an seiner 3asis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen ind nach hinten leicht divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgetutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften reiliegenden) Tergites um etwa ein Drittel grösser ist als seine Basisbreite. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen ziemlich räftig gerandet erscheint. Die Tergite haben vom ersten bis zum fünften freiliegenden Tergit eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem iusserst fein mikroskulptierten, fast glatten Grunde sehr fein und nicht dicht ounktiert. In den Pünktchen inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte 3ehaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Parapisalia** gebildet, die Hintertarsen sind wie dort viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen ragt das zu seinem Ende viel enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende weiter hervor als beim Weibchen, wo es, viel breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominalende kaum hervortritt.

Länge: 2,35—2,45 mm.

Von der neuen Art liegt mir 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus), 1 ♂, 2 ♀♀ Paratypen) vor, die von Dr. Besuchet im Tessin auf dem Mte. Gridone am 4.VIII.64 in etwa 2000 m Höhe aufgefunden worden sind. Ferner 3 ♂♂, 1 ♀ Paratypen), die von ihm am 7.VIII.63 dort auf dem Camoghé in 2200 m Höhe erbeutet worden sind.

14. **Leptusa (Parapisalia) fauciumredortae** nov. spec.

Ganz dunkel rötlichbraun, der Kopf und ein breites Querband vor dem Abdominalende sind schwarzbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser nur sehr wenig grösser sind als die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die ziemlich konvex gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Basalrandung des Kopfes gemessen, etwa dreimal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist ziemlich gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem fein mikroskulptierten, fast glatten Grunde, der

ziemlichen Glanz besitzt, dicht und fein punktiert, wobei die Durchmesser de Punkte meist eben so gross sind wie die Durchmesser der Cornealfacetten de Augen und die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten etw um die Hälfte grösser sind als die Punktdurchmesser. In den Punkten inserier eine feine, helle, nach vorn schräg innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind ziemlich lang und kräftig, sie würden zurückgelegt di Hinterwinkel des Halsschildes etwas überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpf förmige Glied ist etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das zweite verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und kürzer als das erst Glied, gleichfalls etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das gestreckt verkehrt-kegelstumpfförmige dritte Glied ist etwas schwächer, aber ganz wenig länger als das zweite Glied, ganz wenig mehr wie zweimal länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes, noch ganz wenig länger als breit; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge etwas mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwa die Hälfte breiter al lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast sc lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende is kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit länger abstehen-den, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an ausserdem mi einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss ganz schwach quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge gelegene Breite ist nur sehr wenig grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent und dann ziemlich eng abgerundet nach vorn zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten fast geradlinig stärker konvergent und dann breit abgerundet zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat in der Mittellängslinie einen hinten breiteren und flacheren, nach vorn schmäler werdenden Mittellängseindruck. Die Oberfläche des Halsschildes ist auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber etwas glänzenden Grunde ziemlich fein und dicht, ähnlich wie auf der Oberfläche des Kopfes, punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist klein, einzeln punktiert, etwas glänzend.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abge-schrägten Schultern und nach hinten divergenten Seitenkonturen; ihre Schulter-länge erreicht nur etwa zwei Drittel der Mittellänge des Halsschildes, ihre grösste Breite in einer Querlinie vor den kaum ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast um zwei Drittel grösser als ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschild-breite. Ihre Oberseite ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, aber etwas glänzenden Grunde weitläufig

mit feinen Körnchenpunkten besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine feine, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das Abdomen ist ziemlich kräftig, seine Basisbreite ist so gross wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten ziemlich divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites um etwa ein Drittel grösser ist als seine Basisbreite. Die Pleurite und Epipleurite sind sehr gut entwickelt, wodurch das Abdomen ziemlich kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben je eine ziemlich tiefe Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Parapisalia** gebildet, die Hintertarsen sind wie dort viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen tritt das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas hervor, wogegen es beim Weibchen, zu seinem Ende viel breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominalende nicht oder kaum hervorragt.

Länge: 2,25 mm.

Von der neuen Art liegen mir 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus) und ein weiteres ♀ (Paratypus) vor, die von Dr. Cl. Besuchet am 31.VII.54 in etwa 2000 m Höhe auf den den Pass Redorta umgebenden Gebirgsmassiven im Tessin aufgefunden worden sind.

15. **Leptusa (Parapisalia) mucroneensis** nov. spec.

Ganz schwarzbraun, die schmale Basis und mitunter auch das Ende des Abdomens sind meist etwas heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss stark quer-trapezoidal-elliptisch, mit kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser etwas grösser sind als die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die stark gewölbten, nach hinten etwas erweiterten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, etwas mehr wie dreimal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist ziemlich gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem fein mikroskulptierten, aber etwas glänzenden Grunde nicht sehr fein und nicht dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind etwa doppelt so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine feine, kurze, helle Behaarung, die nach vorn innen gelagert ist.

Die Fühler sind verhältnismässig lang und schlank, sie würden zurückgeleg die Hinterwinkel des Halsschildes etwas überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas mehr wie zweimal länger als an seinem Ende breit das verkehrt-kegelstumpfförmige zweite Glied ist etwas kürzer und etwas schwächer als das erste Glied, etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das verkehrt-kegelstumpfförmige dritte Glied ist etwas kürzer und schwächer als das zweite Glied, gleichfalls etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes, halb so lang wie dieses Glied, so lang wie breit, im Umriss quadratisch; die folgenden Glieder nehmen ganz wenig an Länge, etwas mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwa die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und um die Hälfte länger als dieses Glied, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder tragen an ihren Endkanten feine, helle, längere Sinneshaare und sind überdies vom vierten Glied an mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss ziemlich stark quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Viertel grösser als seine Mittellänge. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz und ziemlich konvergent, dann abgerundet zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten stark konvergent und fast geradlinig über die enger abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem fein mikroskulptierten, schwach glänzenden Grunde ausserordentlich fein und wenig dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, kurze, nach hinten aussen bis quer gelagerte, helle Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert, fast matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss sehr stark quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten stark divergenten Seitenkonturen, ihre Schulterlänge erreicht nur etwa zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre grösste Gesamtbreite in einer Querlinie vor den deutlich ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt so gross wie ihre Schulterlänge und etwas grösser als die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt und hat vor den Hinterwinkeln einen Schrägeindruck, durch den ihre Mitten etwas aufgebeult und ihre Seitenränder vor den Hinterwinkeln etwas längswulstig abgesetzt erscheinen. Die Oberflächen der Flügeldecken sind auf einem fein mikroskulptierten, aber glänzenden Grunde mit kräftigen Körnchenpunkten weitläufig besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine kurze, feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an der Basis etwas schmäler als die

Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten etwas divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites um etwa die Hälfte grösser ist als seine Breite an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, wodurch das Abdomen ziemlich kräftig gerandet erscheint. Die Oberseiten der Tergite haben vom ersten bis zum fünften freiliegenden Tergit je eine ziemlich tiefe Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, fast glatten und glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, kurze, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Parapisalia** gebildet, die Hintertarsen sind wie dort viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen steht das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas weiter vor, wogegen es beim Weibchen breit und flach abgerundet ist und aus dem Abdominalende kaum hervortritt.

Länge: 2,5 mm.

Von der neuen Art liegt mir ein ♂ (Holotypus) vor, das von Herrn Comellini am 22.V.67 in 2000 m Höhe auf dem Mte. Mucrone (Prov. Vercelli, Norditalien) aufgefunden worden ist. Am 27.V.67 fand er dort in 2250 m Höhe weitere Exemplare, 1 ♀ (Allotypus) und 27 ♂♂, 21 ♀♀ (Paratypen).

16. **Leptusa (Parapisalia) moromontis** nov. spec.

Ganz rötlichbraun bis schwarzbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit etwas grösseren Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser etwas grösser sind als die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die flach gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, etwa zweiundeinhalbmal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulpierten, aber ziemlich glänzenden Grunde verhältnismässig kräftig und dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind so gross wie die Punktdurchmesser. In der Punktierung inseriert eine kurze, helle, nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig lang und kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterränd des Halsschildes etwas überragen. Das erste, verkehrtkegelstumpfförmige Glied ist etwa zweiundeinhalbmal länger als an seinem Ende

breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und etwas kürzer als das erste Glied, etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das dritte verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer und etwas kürzer, aber gleichfalls etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist halb so lang wie das dritte Glied, so breit wie das Ende dieses Gliedes, so lang wie breit, im Umriss quadratisch; die folgenden Glieder nehmen allmählich etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied fast um die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorheigehende Glied, fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit länger abstehenden, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an überdies mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Viertel grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvex über die enger abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten ganz flach konvex und konvergent über die breiter abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat in der Mittellängslinie einen flachen Längseindruck; seine Oberfläche ist auf einem fein mikroskulptierten, aber glänzenden Grunde ähnlich wie auf der Oberfläche des Kopfes, aber etwas weniger dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, nach schräg hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein, dicht skulptiert und fast matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten divergenten Seitenkonturen; ihre Schulterlänge erreicht fast drei Viertel der Halsschildmittellänge, ihre grösste Gesamtbreite in einer Querlinie vor den sehr deutlich ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt so gross wie die Schulterlänge und etwas grösser als die grösste Halsschildbreite. Ihre Oberseite ist flach gewölbt und hat vor den Hinterwinkeln meist einen schwachen Schrägeindruck, wodurch ihre Mittelteile öfter etwas aufgewölbt erscheinen. Die Oberflächen der Flügeldecken sind auf einem fein mikroskulptierten, glänzenden Grunde mit sehr weitläufig angeordneten, mehr oder weniger kräftigen Körnchenpunkten besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine feine, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten schwach divergent, so dass das Abdomen am quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur um

:twa ein Drittel breiter ist als an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut ntwickelt, wodurch das Abdomen kräftig gerandet erscheint. Die ersten vier reiliegenden Tergite haben je eine ziemlich tiefe Basalquerfurche. Die Oberflächen ler Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine eine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Parapisalia** ebildet, die Hintertarsen sind wie dort viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen ragt das zu seinem Ende viel enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas weiter vor, wogegen es beim Veibchen, breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominalende kaum ervortritt.

Länge: 2,25—2,5 mm.

Von der neuen Art liegt mir 1 ♂ (Holotypus) vor, dass von Herrn Comellini m 25.X.67 in 2900 m Höhe auf dem Massiv des Mte. Moro (über Macugnaga) n den Alpen von Novarra aufgefunden worden ist. Ein ♀ (Allotypus) wurde im 'II.67 in 2400 m Höhe im Gebiet des gleichen Gebirgsmassives von Herrn Toumayeff aufgefunden.

17. **Leptusa (Parapisalia) vallisvenyi** nov. spec.

Ganz dunkel rotbraun bis schwarzbraun, das Abdominalende ist meist etwas eller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit etwas grösseren Augen, leren von oben sichtbare Längsdurchmesser etwas grösser sind als die Enddicke les ersten Fühlergliedes. Die Oberseite des Kopfes ist flach gewölbt und hat auf lem Vorderteile der Stirne zwei beim ♂ etwas deutlichere, beim ♀ undeutlichere, leine, schwache Längseindrücke innerhalb der Beulen über den Fühlereinlenungsstellen. Die Oberfläche des Kopfes ist auf einem feinst mikroskulptierten, chwach glänzenden Grunde nicht dicht und fein punktiert, die Durchmesser der Punkte sind nur halb so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwichenräume zwischen den Punkten sind zweiis dreimal so gross wie die Punktdurchmesser. In den Pünktchen inseriert eine eine, kurze, helle, nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig lang und schlank, sie würden zurückgelegt len Hinterrand des Halsschildes etwas überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa zweiundeinhalbmal länger als an seinem Ende breit; das verkehrt-kegelstumpfförmige zweite Glied ist kaum schwächer, aber etwas kürzer als das erste Glied, etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das verkehrtkegelstumpfförmige dritte Glied ist noch etwas kürzer und schwächer als das zweite Glied, nicht ganz doppelt länger als an seinem Ende breit; das vierte

Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes, etwas mehr wie halb so lan wie dieses Glied, so lang wie breit, im Umriss quadratisch; die folgenden Gliede nehmen etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied um nicht gan die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehend Glied, fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommer sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten m längeren, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt und vom vierten Glied an ausserder mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer-verkehrt-trapezoidal, sein grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge gelegen Breite ist um etwa ein Fünftel grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonture verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvex über di eng abgerundeten Vorderwinkel zu dem nach vorn flach konvexen Vorderrand nach hinten schwach konvergent und fast geradlinig über die breit abgerundete Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite de Halsschildes ist flach gewölbt und hat in der Längsmitte die Andeutung eine schmalen, kurzen Längseindruckes und an den Seiten des Hinterrandes eine ganz schwachen Quereindruck vor den Hinterwinkeln. Die Oberfläche des Hals schildes ist auf einem fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur sehr schwac glänzenden Grunde ähnlich wie auf der Oberfläche des Kopfes, aber noch fein und noch etwas weitläufiger punktiert. In den Pünktchen inseriert eine kurz helle, schräg nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss sehr stark quer-trapezoidal, m abgeschrägten Schultern und nach hinten ziemlich stark divergenten Seiten konturen. Die Länge der Seitenkonturen der Flügeldecken erreicht nur weni mehr als die Hälfte der Halsschildmittellänge, ihre grösste Gesamtbreite in ein Querlinie vor den kaum ausgerandeten Hinterwinkeln ist etwas mehr wie doppe so gross wie die Länge der Seitenkonturen und erheblich grösser als die gröss Halsschildbreite. Ihre Oberseite ist flach gewölbt, ihre Oberfläche ist auf einen fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde mit kräftigen Körnchen punkten weitläufig besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine helle, fein nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis etwas schmäler als d Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nu sehr schwach divergent, so dass die Breite des Abdomens am gerade quer abg stutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünfte freiliegenden) Tergites nur sehr wenig grösser ist als jene an der Abdominalbasi Die Pleurite und Epipleurite sind nicht sehr stark entwickelt, so dass das Abdome nur schwach gerandet erscheint. Die freiliegenden Tergite haben alle eine Basa querfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikro

skulptierten, ziemlich glänzenden Grunde fein und wenig dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Parapisalia** gebildet, die Hintertarsen sind wie dort viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen tritt das zu seinem Ende viel enger abgerundete letzte Abdominalsternit aus dem Hinterleibsende etwas hervor, wogegen es beim Weibchen, zum Ende viel breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominalende kaum hervorragt.

Länge: 2,25—2,5 mm.

Von der neuen Art liegen mir 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus) und 1 ♂ (Paratypus) vor, die von Herrn Comellini am 26.VI.66 in etwa 2000 m Höhe auf den Bergmassiven, die das Val Veny säumen, im Gebiet von Aosta in Nordwest-Italien aufgefunden worden sind.

18. **Leptusa (Parapisalia) iseranensis** nov. spec.

Ganz dunkel rötlichbraun, der Kopf und das Abdomen sind schwarzbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit ziemlich kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser nur sehr wenig grösser sind als die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten, nach hinten ganz schwach erweiterten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Kopfbasisrandung gemessen, etwa viermal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem fein mikroskulptierten, wenig glänzenden Grund ausserordentlich fein und nicht dicht punktiert, die Durchmesser der Pünktchen erreichen kaum ein Drittel der Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Pünktchen sind drei- bis viermal so gross wie die Punktdurchmesser. In den Pünktchen inseriert eine feine, kurze, helle, von hinten nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes kaum überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa doppelt länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas kürzer und schwächer als das erste Glied, auch etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das verkehrt-kegelstumpfförmige dritte Glied ist noch etwas schwächer und kürzer als das zweite Glied, nicht ganz doppelt länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes, etwas mehr wie halb so lang wie dieses Glied, fast ganz schwach quer; die folgenden Glieder nehmen allmählich etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied um nicht ganz die Hälfte breiter

als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, länger abstehenden, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an überdies mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss schwach quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Mittellänge gelegene Breite ist nur um etwa ein Fünftel grösser als seine Mittellänge. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz und schwach konvergent über die nur eng abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten fast geradlinig und ziemlich stark konvergent über die breit abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde ähnlich wie die Oberfläche des Kopfes, aber noch feiner und noch weitläufiger punktiert. In den Pünktchen inseriert eine schüttere, feine, helle, nach hinten schräg aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und sehr dicht skulptiert, fast matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss fast quer-rechteckig, mit abgerundeten Schultern und nach hinten nur ganz schwach divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge erreicht etwa drei Viertel der Halsschildmittellänge und ihre grösste Breite in einer Querlinie vor den kaum ausgerandeten Hinterwinkeln ist um etwas mehr wie um die Hälfte grösser als ihre Schulterlänge, aber kaum grösser als die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde mit kräftigen Körnchenpunkten weitläufig besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine helle, feine, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur sehr schwach divergent, so dass die Breite des Abdomens am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur sehr wenig grösser ist als jene an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind wenig kräftig entwickelt, so dass das Abdomen nur schwach gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht punktiert. In den Pünktchen inseriert eine helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den anderen Arten des Subgenus **Parapisalia** gebildet, die Hintertarsen sind wie dort viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Weibchen ragt das am Ende breit und flach abgerundete, letzte

Abdominalsternit aus dem Abdominalende kaum hervor. Das Männchen ist noch nicht bekannt.

Länge: 2,25 mm.

Von der neuen Art liegen mir 1 ♀ (Holotypus) und zwei ♀♀ (Paratypen) vor, die von Herrn Comellini am 12.VII.65 in etwa 2525 m Höhe auf dem Port de la Neige des Gebirgsmassives Iseran in Savoyen aufgefunden worden sind.

19. **Leptusa** (Subgen. **Ectinopisalia** Scheerpeltz, 1966, Verh. zool. bot. Ges. Wien, 105-106: 18) **alpigrada** nov. spec.

Ganz dunkelbraun, der Kopf und das vierte und fünfte freiliegende Abdominalsegment sind meist schwarzbraun, die Abdominalspitze ist gewöhnlich etwas heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser nur sehr wenig grösser sind als die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Hinterrande der Augen über die Wölbungen bis zur Basalrandung gemessen, etwa dreimal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist etwas gewölbt und hat auf dem Scheitel meist die Andeutung eines Längseindruckes; seine Oberfläche ist auf einem fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, aber etwas glänzenden Grunde fein, aber weitläufig punktiert, die Durchmesser der Pünktchen erreichen etwa ein Drittel der Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind zwei- bis dreimal so gross wie die Pünktchendurchmesser. In den Pünktchen inseriert eine feine, kurze, helle, von hinten nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind ziemlich lang und schlank, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes etwas überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas mehr wie doppelt länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und etwas kürzer als das erste Glied, etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer und etwas kürzer als das zweite Glied, aber gleichfalls etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes, etwa halb so lang wie dieses Glied, so lang wie breit, im Umriss fast quadratisch; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied etwa um die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit länger abstehenden, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an ausserdem mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss schwach verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel der Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Fünftel grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent über die enger abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten etwas stärker konvergent über die in der Anlage stumpfwinkeligen, aber abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Seine Oberseite ist flach gewölbt und hat vor der Mitte des Hinterrandes meist eine Andeutung einer Abflachung. Seine Oberfläche ist auf einem rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur schwach glänzenden Grunde sehr fein und undeutlicher als der Kopf, sehr weitläufig punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, kurze, helle, schräg nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert, fast matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten leicht divergenten Seitenkonturen; ihre Schulterlänge erreicht nicht ganz zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre grösste Gesamtbreite in einer Querlinie vor den etwas ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt so gross wie ihre Schulterlänge, und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt und hat in den Hinterwinkeln meist einen Eindruck; ihre Oberflächen sind auf einem fein mikroskulptierten, etwas glänzenden Grunde weitläufig mit groben Körnchenpunkten besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an der Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur schwach divergent, so dass die Breite am Hinterrande des beim ♂ gerade quer abgestutzten, beim ♀ nach hinten leicht konvex verlängerten, aber keinen hellen Hautsaum tragenden siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur um etwa ein Viertel grösser ist als seine Breite an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen ziemlich kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Abdominaltergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, fast glatt erscheinenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Ectinopisalia** gebildet, die Hintertarsen sind wie dort viel kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen tritt das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende meist deutlich hervor, wogegen es beim Weibchen, viel breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominalende kaum hervorragt.

Länge: 2,4—2,5 mm.

Die Art wurde seinerzeit von Pfarrer P. H. Knabl am 12.XI.35 in etwa 2000 m Höhe auf den Bergmassiven der Umgebung seines Domizils Grameis in den Lechtaler-Alpen Nord-Tirols, im Gebiete der Leiter- und Parseier-Spitze aufgefunden. 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus), einige ♂♂ und ♀♀ (Paratypen) in meiner Staphyliniden-Spezialsammlung. Später wurde die Art auch auf den Bergen um den Fern-Pass (über Nassereit und Ehrwald) wiederaufgefunden.

Nun liegen mir 4 ♂♂ und 1 ♀ (Paratypen) vor, die von Herrn Comellini am 9.VIII.67 in etwa 2150 m Höhe auf dem Grubigstein über Lermoos aufgefunden worden sind.

20. **Leptusa (Ectinopisalia) vallisrosannae** nov. spec.

Ganz dunkelbraun bis schwarzbraun, das Abdominalende ist meist heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit etwas grösseren Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser etwas grösser sind als die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Hinterrande der Augen über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, nicht ganz dreimal grösser wie die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist leicht gewölbt und hat meist in der Mitte des Scheitels und jederseits innerhalb der Beulen über den Fühlereinlenkungsstellen einen kleinen, flachen Eindruck. Die Oberfläche des Kopfes ist auf einem fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, wenig glänzenden Grunde ziemlich weitläufig, beim ♂ sehr fein und schwer erkennbar, beim ♀ etwas deutlicher punktiert. In den Pünktchen inseriert eine feine, helle, kurze, von hinten nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig lang und schlank, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes etwas überragen. Das erste, verkehrtkegelstumpfförmige Glied ist etwa zweiundeinhalbmal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und etwas kürzer als das erste Glied, etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer und noch etwas kürzer als das zweite Glied, ebenfalls etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes und ganz wenig mehr wie halb so lang wie dieses Glied, noch ganz wenig länger als breit; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge, etwas mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwa die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist stumpf kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, länger abstehenden.

hellen Sinneshaaren besetzt und vom vierten Glied an ausserdem mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss schwach quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Mittellänge gelegene Breite ist nur um etwa ein Sechstel grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz schwach konvergent über die enger abgerundeten Vorderwinkel zu dem nach vorn schwach konvexen Vorderrande, nach hinten etwas stärker konvergent und fast geradlinig, mitunter sogar eine Spur konkav ausgebuchtet, über die breiter abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat in der Mittellängslinie von der Basis an eine schwache Abflachung, seltener dort einen flachen Eindruck, der noch seltener nach vorn als schwacher, schmaler Längseindruck verlängert. ist. Die Oberfläche des Halsschildes ist auf einem fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, kaum glänzenden Grund, ähnlich wie jene des Kopfes, fein und weitläufig punktiert. In den Punkten inseriert eine kurze, helle, nach schräg hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert, fast matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge erreicht nur etwa zwei Drittel der Halsschildmittellänge und ihre Gesamtbreite in einer Querlinie vor den schwach ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt so gross wie die Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem noch viel feiner als die Oberflächen des Vorderkörpers mikroskulptierten, daher auch glänzenderen Grunde mit feinen Körnchenpunkten weitläufig besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine feine, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten leicht divergent, so dass die Breite am Hinterrand des beim ♂ gerade quer abgestutzten, beim ♀ nach hinten leicht konvex verlängerten, aber keinen hellen Hautsaum tragenden, siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur um etwa ein Viertel grösser ist als die Breite an seiner Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, wodurch das Abdomen ziemlich kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem unendlich fein mikroskulptierten, aber glatt und glänzend erscheinenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Ectinopisalia**

gebildet, die Hintertarsen sind wie dort etwas kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen ragt das zu seinem Ende viel enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende deutlich hervor, wogegen es beim Weibchen, viel breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominalende kaum hervortritt.

Länge: 2,5—2,75 mm.

Die Art wurde ursprünglich von meinem lieben Freunde Oberstleutant L. Strupi am 18.IX.1962 auf den das Rosanna-Tal säumenden Bergmassiven West-Tirols in 1 ♂ (Holotypus) und 1 ♀ (Allotypus) entdeckt. Schon damals vermutete ich, dass die Art über die Gebirgsmassive des Grenzgebietes Tirol-Vorarlberg weiter verbreitet sein dürfte.

Nun liegen mir aus den Aufsammlungen der Herren des Genfer Museums folgende Materialien vor: 6 ♂♂ (Paratypen), die von Herrn A. Comellini am 7.VIII.67 in etwa 2630 m Höhe auf dem Vallugagrat des Valluga-Massives gefunden worden sind. Weiterhin 12 ♂♂, 4 ♀♀ (Paratypen), die von ihm am 9.VIII.67 in etwa 2350 m Höhe auf der Idalpe oberhalb Ischgl aufgefunden worden sind.

21. **Leptusa (Ectinopisalia) montiumalbulae** Scheerpeltz
(1965, Mitteil. Schweiz. Ent. Ges., 138: 269)

Die Art wurde von Herrn A. Linder, Uettligen, im VII.64 in den Bergen des Albula-Massives im Kt. Graubünden (1 ♂, Holotypus) aufgefunden. Später fanden sich zwei alte Stücke, 1 ♂ (Allotypus) und 1 ♀ (Paratypus) im noch nicht vollständig bearbeiteten, riesigen Material der in meiner Sammlung eingebauten coll. Breit mit dem Fundort: „Bergün, Schweiz».

Nun liegen mir von der Art folgende Materialien vor:

Kt. Graubünden, Fluela, N.O., 2000 m, 20.IX.65, A. Comellini, (1 ♀)
„ über St. Moritz, 2100 m, 21.IX.65, A. Comellini, (4 ♂♂, 1 ♀)
„ über Pontresina, 2000—2300 m, 25.IX.65, A. Comellini, (3 ♂♂, 1 ♀)
„ Bergün, Uglia, 2000 m, VII.67, Toumayeff, (12 ♂♂, 2 ♀♀).

22. **Leptusa (Ectinopisalia) saxicola** nov. spec.

Ganz dunkel rötlichbraun bis schwarzbraun, das Abdominalende ist meist etwas heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss leicht quer-elliptisch, mit ziemlich kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser an Grösse nur die Enddicke

des ersten Fühlergliedes erreichen. Die flach gewölbten Schläfen hinter den Augen sind fast viermal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist flach gewölbt und hat im Vorderteile der Stirne zwei kleine, flache Eindrücke innerhalb der Beulen über den Fühlereinlenkungsstellen. Die Oberfläche des Kopfes ist auf einem fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur schwach glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht punktiert, die Durchmesser der Pünktchen sind nur etwa halb so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Pünktchen sind etwa zwei- bis dreimal so gross wie die Pünktchendurchmesser. In den Pünktchen inseriert eine äusserst feine, kurze, helle, nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig lang und schlank, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes etwas überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa zweiundeinhalbmal länger als an seinem Ende breit; das verkehrt-kegelstumpfförmige zweite Glied ist etwas schwächer, aber kaum kürzer als das erste Glied, gleichfalls etwa zweiundeinhalbmal länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer und etwas kürzer als das zweite Glied, etwa doppelt länger als an seinem Ende breit; die folgenden Glieder nehmen ganz wenig an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied nur um etwa ein Drittel breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast doppelt so lang wie dieses Glied, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit länger abstehenden, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an überdies mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss sehr schwach quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Mittellänge gelegene Breite ist nur unwesentlich grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz und schwach konvergent über die sehr eng abgerundeten Vorderwinkel zum gerade quer abgestutzten Vorderrande, nach hinten etwas stärker konvergent und fast geradlinig über die abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat in der Längsmitte eine Abflachung; seine Oberfläche ist auf einem fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur sehr wenig glänzenden Grunde noch viel feiner und noch viel weitläufiger als die Oberfläche des Kopfes punktiert. In den Pünktchen inseriert eine spärliche, kurze, feine, helle, nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und fein skulptiert, fast matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten schwach divergenten Seitenkonturen; ihre Schulterlänge erreicht nur etwa zwei Drittel der Mittellänge des Halsschildes,

ihre grösste Breite in einer Querlinie vor den leicht ausgerandeten Hinterwinkeln ist um mehr wie um die Hälfte grösser als ihre Schulterlänge, aber kaum grösser als die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt und hat vor den Hinterwinkeln einen ziemlich grossen Schrägeindruck, wodurch ihre Mittelteile etwas aufgebeult sind. Die Oberflächen der Flügeldecken sind auf einem sehr fein mikroskulptierten, ziemlich glänzenden Grunde mit kräftigen Körnchenpunkten weitläufig besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine kurze, helle, nach schräg hinten aussen gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur sehr schwach divergent, so dass seine Breite am Hinterrande des keinen hellen Hautsaum tragenden, beim ♂ gerade quer abgestutzten, beim ♀ in nach hinten leicht konvexem Bogen etwas verlängerten, siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur um etwa ein Drittel grösser ist als jene an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen kräftig, aber schmal gerandet erscheint. Die Tergite haben alle bis zum fünften freiliegenden Tergit an ihren Basen je eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber fast glatt erscheinenden Grunde fein und nicht dicht punktiert.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Ectinopisalia** gebildet, die Hintertarsen sind erheblich kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen ragt das zum Ende eng abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas weiter hervor, wogegen es beim Weibchen, breiter und flach abgerundet, aus dem Abdominalende kaum hervortritt.

Länge: 2,25—2,5 mm.

Von der neuen Art liegt mir 1 ♂ (Holotypus) und 1 ♀ (Allotypus) vor, die beide von Dr. Besuchet in 2100 m Höhe am 8.VII.62 auf dem Gebirgsmassiv des Chamossaire im Kt. Waadt aufgefunden worden sind. Ein ♀ (Paratypus) wurde von ihm am 15.X.66 in einer Höhe von 2000 m in den Gebirgsmassiven von Tavayannaz im Kt. Waadt aufgefunden.

23. **Leptusa (Ectinopisalia) cerviniae** nov. spec.

Ganz schwarzbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit etwas grösseren Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser etwas grösser sind als die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die flach gewölbten Schläfen hinter den Augen sind nicht ganz dreimal so lang wie die von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist ziemlich gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem mikroskulptierten, nur schwach glänzenden Grunde ziemlich kräftig und

weitläufig punktiert, die Durchmesser der Punkte sind fast so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind etwa zwei-bis dreimal so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine schüttere, kurze, helle, von hinten nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind ziemlich lang und schlank, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes etwas überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas mehr wie doppelt länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und etwas kürzer als das erste Glied, etwa doppelt länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer und kürzer als das zweite Glied, um etwas mehr wie um die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist halb so lang wie das dritte Glied und so breit wie das Ende dieses Gliedes, so lang wie breit, im Umriss quadratisch; die folgenden Glieder nehmen etwas an Breite und an Länge zu, so dass das zehnte Glied fast um die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit länger abstehenden, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an überdies mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel der Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Viertel grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent über die abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten stärker konvergent und fast geradlinig über die breit abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat an der Basis vor der Mitte des Hinterrandes einen kleinen, grübchenförmigen Eindruck, von dem in der Längsmittellinie die Andeutung eines schmalen Längseindruckes nach vorn verläuft. Die Oberfläche des Halsschildes ist auf einem fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur sehr schwach glänzenden Grunde sehr fein und weitläufig punktiert. In den Pünktchen inseriert eine helle, kurze, schräg nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert, fast matt.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten nur schwach divergenten Seitenkonturen; ihre Schulterlänge erreicht etwa zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre grösste Breite in einer Querlinie vor den nur sehr schwach ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt so gross wie die Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem sehr fein mikroskulptierten, ziemlich glänzenden Grunde

mit mittelfeinen Körnchenpunkten weitläufig besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine kurze, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur schwach divergent, so dass die Breite des Abdomens am Hinterrande des keinen hellen Hautsaum tragenden, beim ♂ gerade quer abgestutzten, beim ♀ in einem ganz flach nach hinten konvexen Bogen etwas verlängerten, siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur um etwa ein Drittel grösser ist als jene an seiner Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen zwar kräftig, aber schmal gerandet erscheint. Die Tergite haben alle bis zum fünften freiliegenden Tergit an den Basen eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, fast glatt erscheinenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Ectinopisalia** gebildet, die Hintertarsen sind erheblich kürzer als die Hinterschienen.

Beim Männchen tritt das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas weiter hervor, wogegen es beim Weibchen, breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominalende kaum hervorragt.

Länge: 2,25--2,5 mm.

Von der neuen Art liegen mir 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus) und 27 ♂♂, 9 ♀♀ (Paratypen) vor, die von Herrn A. Comellini in 2000 m Höhe auf dem Gebirgsmassiv der Cervinia (Aosta, Nordwest-Italien) aufgefunden worden sind

24. **Leptusa** (Subgen. **Micropisalia** Scheerpeltz, Verh. zool. bot. Ges. Wien, 105-106:20) **dolomitana** nov. spec.

Ganz dunkel rötlichbraun, der Kopf und das vierte und fünfte freiliegende Abdominalsegment sind meist schwarzbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, etwa viermal so gross wie die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist leicht gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber doch ziemlich glänzenden Grunde verhältnismässig kräftig und nicht dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind etwa halb so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, ihre durchschnittlichen

Zwischenräume sind etwas grösser bis fast doppelt so gross wie die Durchmesser der Punkte. In den Punkten inseriert eine feine, kurze, helle, von hinten nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes kaum überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa doppelt länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas kürzer, aber kaum schwächer als das erste Glied, um etwa die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist erheblich kürzer und schwächer als das zweite Glied, nur um etwa die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes und halb so lang wie dieses Glied, ganz schwach quer; die folgenden Glieder nehmen ganz wenig an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwa die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied, fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, länger abstehenden, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an ausserdem mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel der Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Viertel grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent über die abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten stärker konvergent und fast geradlinig über die breit abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat vor der Mitte des Hinterrandes eine weitere, schwache Abflachung; seine Oberfläche ist auf einem fein mikroskulptierten, aber glänzenden Grunde ähnlich wie auf der Oberfläche des Kopfes, nur noch etwas feiner, punktiert, im ganzen etwas glänzend. In den Punkten inseriert eine feine, kurze, helle, nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten etwas divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge erreicht kaum zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre Gesamtbreite in einer Querlinie vor den kaum ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt so gross wie die Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem fein mikroskulptierten, ziemlich glänzenden Grunde sehr fein und sehr weitläufig punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an der Basis etwas schmäler als die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach Hinten schwach divergent, so dass die Breite am gerade quer abgestutzten Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden), keinen hellen Hautsaum tragenden Tergites nur um etwa ein Viertel grösser ist als seine Breite an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, wodurch das Abdomen kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem unendlich fein mikroskulptierten, glatt und glänzend erscheinenden Grunde, fein und nicht dicht punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen tritt das letzte, zum Ende etwas enger abgerundete Abdominalsternit etwas weiter aus dem Abdominalende hervor, wogegen es beim Weibchen, breiter und flacher abgerundet, kaum aus dem Abdominalende hervorragt.

Länge: 1,75—2 mm

Von dieser Art fanden sich in den bei mir vereinigten Sammlungen Breit, Moczarski, Skalitzky, Luze, Schuster, Klima, usw., einzelne Exemplare (Paratypen) von verschiedenen Gebirgsmassiven der nördlicheren Dolomiten Süd-Tirols. Die Typen, 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus), wurden um die Jahrhundertwende von Breit im Gebiete des Rolle-Passes aufgefunden.

Aus den neuen Aufsammlungen lagen mir nun Tiere von folgenden Fundorten vor:

Passo di Pordoi, 2150 m, 25.VI.67, A. Comellini, 1 ♂ (Paratypus)
Monte Falorio über Cortina, 2120 m, 24.VI.67, A. Comellini, 1 ♂ (Paratypus)
Passo de Gardone, 2000 m, 20.VI.67, A. Comellini, 1 ♂ (Paratypus).

25. **Leptusa (Micropisalia) ziegleri** nov. spec.

Ganz schwarzbraun, der Halsschild ist meist etwas heller braun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit ziemlich kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Hinterrande der Augen über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, etwa dreimal länger als die von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist leicht gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber etwas glänzenden Grunde verhältnismässig kräftig und nicht sehr dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind etwa halb so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen

Zwischenräume zwischen den Punkten sind etwa doppelt so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine feine, kurze, helle Behaarung, die von hinten nach vorn innen gelagert ist.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz, aber nicht sehr kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes kaum überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa doppelt länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas kürzer, aber nicht schwächer als das erste Glied, um etwa die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas kürzer und etwas schwächer als das zweite Glied, auch um etwa die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes, aber nur halb so lang wie dieses Glied, schon schwach quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwas mehr wie um die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit länger abstehenden, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an überdies mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss sehr schwach quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vordereste Fünftel seiner Mittellänge gelegene Breite ist nur sehr wenig grösser als seine Mittellänge. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn sehr kurz etwas konvergent über die eng abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn sehr flach konvexen Vorderrande, nach hinten etwas stärker konvergent und fast geradlinig über die breiter abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat in der Mittellängslinie eine Spur eines abgeflachten Längseindruckes. Die Oberfläche des Halsschildes ist auf einem rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur sehr wenig glänzenden Grunde noch etwas feiner und weitläufiger, in der Mikroskulptur schwer erkennbar, punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, kurze, helle, von innen nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss stark quer—trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten schwach divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge ist nur wenig mehr als halb so lang wie die Halsschildmittellänge, ihre Gesamtbreite in einer Querlinie durch die kaum ausgerandeten Hinterwinkel ist doppelt so gross wie ihre Schulterlänge und etwas grösser als die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde weitläufig mit feinen Körnchenpunkten besetzt. Auf den feinen Körn-

henpunkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis nur wenig schmäler als ie Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten ur sehr schwach divergent, so dass seine Breite am gerade-quer abgestutzten, einen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freilie-enden) Tergites nur wenig grösser ist als die Breite an seiner Basis. Die Pleurite nd Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen ziemlich kräftig erandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquer-urche. Die Oberflächen der Tergite sind sehr fein und nicht dicht punktiert. In er Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** ebildet.

Beim Männchen ragt das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas deutlicher hervor, wogegen s beim Weibchen, viel breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominal-nde kaum hervortritt.

Länge: 1,75—2 mm.

Die neue Art wurde von Dr. med. vet. H. Ziegler am 13.VII.65 auf dem Flimsberg bei Flims (Kt. St. Gallen) unter Alpenrosendetritus aufgefunden; ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus) in coll. m.

Nun liegt mir aus den neuen Aufsammlungen der Herren des Genfer Museums 1 ♂ (Paratypus) vor, das von Herrn A. Comellini am 10.VII.67 auf lem Gebirgsmassiv des Säntis in etwa 2450 m Höhe aufgefunden worden ist.

26. **Leptusa (Micropisalia) pilatensis** nov. spec.

Ganz dunkelbraun, der Kopf und das Abdomen sind meist schwarzbraun, las Abdominalende ist meist heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine ind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit kleinen Augen, deren on oben sichtbare Längsdurchmesser ganz wenig grösser sind als die Enddicke les ersten Fühlergliedes. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Hinterrande der Augen bis zur Basalrandungskante gemessen, etwa zweiund-einhalbmal länger als die von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist leicht gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem dicht mikroskulptierten, fast glanzlosen Grunde unendlich fein, in der Mikroskulptur kaum erkennbar und weitläufig punktiert. In den Pünktchen inseriert aber doch eine sehr feine, kurze, helle, nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und kräftig, sie würden zurück-gelegt etwa gerade den Hinterrand des Halsschildes erreichen. Das erste, verkehrt-

kegelstumpfförmige Glied ist etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und kürzer als das erste Glied, nicht ganz doppelt länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist nur wenig schwächer, aber viel kürzer als das zweite Glied, nur um etwa die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist halb so lang wie das vorhergehende Glied, so breit wie das Ende dieses Gliedes, schon ganz schwach quer; die folgenden Glieder nehmen allmählich etwas an Länge, aber etwas mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied etwa um die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, länger abstehenden, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an überdies mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Sechstel grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent und abgerundet zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten länger und ziemlich stark konvergent über die in der Anlage stumpfwinkeligen, aber abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat vor der Mitte der Basis die Andeutung eines kleinen, flachen Eindruckes. Die Oberfläche des Halsschildes ist, so wie jene des Kopfes, dicht mikroskulptiert und fast glanzlos, die ausserordentlich feine und weitläufige Punktierung ist auch hier in der Mikroskulptur nur schwer erkennbar. In den Pünktchen inseriert auch hier eine kurze, feine, helle, nach schräg hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge erreicht etwa zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre grösste Gesamtbreite in einer Querlinie durch die etwas ausgerandeten Hinterwinkel ist um etwa die Hälfte grösser als ihre Schulterlänge und etwas grösser als die grösste Halsschildbreite. Ihre Oberseite ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem fein mikroskulptierten, aber doch ganz schwach glänzenden Grunde sehr weitläufig und etwas deutlicher als der Vorderkörper punktiert. In den Punkten inseriert eine schüttere, helle, nach hinten aussen gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten schwach divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur

um etwa ein Viertel grösser ist als seine Breite an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind sehr gut entwickelt, so dass das Abdomen kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber fast glatt erscheinenden, glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen steht das Ende des dort eng abgerundeten, letzten Abdominalsternites etwas aus dem Abdominalende vor, wogegen es beim Weibchen, breit und flach abgerundet, aus dem Abdominalende nicht oder kaum hervortritt.

Länge: 1,5—1,75 mm.

Von der neuen Art liegen mir 1 ♂ (Holotypus) ,1 ♀ (Allotypus), 3 ♂♂, 4 ♀♀ (Paratypen) vor, die von Dr. Besuchet am 10.VII.67 in etwa 2450 m Höhe auf dem Gebirgsmassiv des Pilatus im Kanton Unterwalden der Schweiz aufgefunden worden sind.

27. **Leptusa (Micropisalia) engadinensis** BERNHAUER
(1935, Koleopt. Rundschau 21: 123)

Die Art wurde von Dr. BERNHAUER nach einem Stück beschrieben, das er in etwa 2000 m Höhe im Engadin oberhalb von St. Moritz Anfang Juli 1929 unter einem verkrüppelten Wacholderstrauch aufgefunden hatte. Ein zweites Stück fand er in nächster Nähe des Statzer-Sees bei St. Moritz in etwa 1800 m Höhe.

Nun liegen mir aus den neuen Aufsammlungen der Herren vom Genfer Museum folgende Materialien vor:

Schweiz: Kt. Graubünden: über Samnaun, 2050 m, 26.VIII.68, Dr. Besuchet, (5 ♂♂, 1 ♀)

„ Il Jalet über Pass del Fuorn, 2300 m, 28.VIII.68, Dr. Besuchet, (2 ♂♂)

„ Buffalora, 2100 m, 23.VIII.66, Dr. Besuchet, (5 ♂♂, 1 ♀)

„ Val d'Avra, 2050 m, 29.VIII.68, Dr. Besuchet, (9 ♂♂)

„ Umbrail, 2000 m, 25.VIII.68, Dr. Besuchet, (2 ♂♂)

„ St. Moritz, Rosatsch, 2100 m, VII.68, Toumayeff, (1 ♂)

„ über St. Moritz, 2100 m, 21.IX.65, A. Comellini, (9 ♂♂, 4 ♀♀)

Schweiz: Kt. Graubünden: über Pontresina, 2000—2300 m, 22.IX.65, A. Comellini (8 ♂♂, 7 ♀♀)
„ L. de Cavloc, Maloja, 2050 m, 27.VII.68, Dr. Besuchet, (3 ♀♀).

28. **Leptusa (Micropisalia) helvetica** Scheerpeltz
(1965, Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 38: 171)

Die Art wurde von Herrn A. Linder, Uettligen, auf dem Gurnigel (Kt. Bern) in 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus), beide in coll m., und in einigen Paratypen (in coll. Linder) aufgefunden.

Nun liegen mir aus den neuen Aufsammlungen 6 ♂♂, 1 ♀ vor, die von Herrn A. Comellini am 12.VII.67 in etwa 2000 m Höhe auf dem Süsten (Kt. Bern-Uri) aufgefunden worden sind.

29. **Leptusa (Micropisalia) angustiarumberninae** nov. spec.

Ganz dunkelbraun, der Kopf und das vierte und fünfte freiliegende Abdominalsegment sind schwarzbraun, das Abdominalende ist heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit ziemlich kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser nur so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, etwas mehr wie dreimal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, ziemlich glänzenden Grunde kräftig und dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind fast so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind so gross wie, oder nur wenig grösser als die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine kurze, feine, helle, von hinten nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind ziemlich kräftig und kurz, sie würden zurückgelegt nur den Hinterrand des Halsschildes erreichen oder ihn kaum überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa doppelt länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist sehr wenig kürzer und kaum schwächer als das erste Glied, gleichfalls etwa doppelt länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist erheblich schwächer und kürzer als das zweite Glied, etwa nur um die Halfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist ganz wenig breiter als das Ende des dritten Gliedes, halb so lang wie dieses Glied, schon sehr deutlich quer; die folgenden Glieder

nehmen etwas an Länge, etwas mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied fast doppelt breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und um die Hälfte länger als dieses Glied, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, länger abstehenden, hellen Sinneshaaren besetzt und vom vierten Glied an mit einer äusserst dichten, feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist schwach quer-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Fünftel grösser als seine Mittellänge. Die Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent und dann ziemlich breit abgerundet zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten etwas stärker konvergent und fast geradlinig und dann über die breit abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Seine Oberseite ist flach gewölbt, mit der Andeutung einer Abflachung in der hinteren Hälfte der Mittellängslinie; seine Oberfläche ist auf einem fein mikroskulptierten, schwach glänzenden Grunde fein und weitläufig, etwa halb so stark und doppelt so weitläufig als auf der Oberfläche des Kopfes punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgerundeten Schultern und nach hinten nur schwach divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge erreicht etwas mehr wie die Hälfte der Halsschildmittellänge, ihre Gesamtbreite in einer Querlinie vor den kaum ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt grösser als ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Ihre Oberseite ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem fein mikroskulptierten, etwas glänzenden Grunde nicht sehr fein und weitläufig, nur wenig schwächer als auf dem Kopfe, aber doppelt weitläufiger als dort, punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, nach hinten aussen gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur sehr schwach divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur sehr wenig grösser als die Breite an seiner Basis ist. Die Pleurite und Epipleurite sind sehr gut entwickelt, so dass das Abdomen kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem unendlich fein mikroskulptierten, glatt erscheinenden und glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen steht das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas vor, wogegen es beim Weibchen, viel breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominalende nicht oder kaum hervortritt.

Länge: 1,75—2 mm.

Von der neuen Art hatte mein Freund Oberstleutnant L. Strupi seinerzeit vor vielen Jahren 1 ♂ (Holotypus) und 1 ♀ (Allotypus) auf dem Berninapass aufgefunden.

Nun liegen mir aus den neuen Aufsammlungen der Herrn des Genfer Museums 3 ♂♂, 1 ♀ vor, die auf der Südseite des Berninapasses (Kt. Graubünden) in etwa 2000 m Höhe von Herrn A. Comellini aufgefunden worden sind.

30. **Leptusa (Micropisalia) nigricollis** nov. spec.

Ganz dunkelbraun, die Flügeldecken sind öfter etwas heller braun, das Abdominalende ist meist hell rötlichbraun, der Kopf und der Halsschild sind gewöhnlich tiefschwarz, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser nur so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, etwas mehr wie dreimal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem unendlich fein mikroskulptierten, aber glänzenden Grunde ziemlich kräftig und verhältnismässig dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind fast so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind so gross oder nur sehr wenig grösser als die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine feine, kurze, helle, von hinten nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind ziemlich kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt nur den Hinterrand des Halsschildes erreichen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa doppelt länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist kaum schwächer und nur sehr wenig kürzer als das erste Glied, an seinem Ende um etwa ein Viertel schwächer als lang; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer und kürzer als das zweite Glied, nur um etwa die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist halb so lang wie das dritte Glied und etwas breiter als das Ende dieses Gliedes, schon deutlich quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge, aber etwas mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied fast doppelt breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie, und um die Hälfte länger als das vorhergehende Glied, sein Ende ist ogival abgerundet. Alle Glieder

sind an ihren Endkanten mit feinen, länger abstehenden, hellen Sinneshaaren besetzt, ausserdem vom vierten Glied an mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Viertel grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz schwach konvergent und ziemlich abgerundet zu dem nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten etwas stärker konvergent und fast geradlinig über die breit abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem äusserst fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, aber nur sehr schwach glänzenden Grunde kaum halb so stark und dreifach weitläufiger als auf der Oberfläche des Kopfes punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, schräg nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert,

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss stark quer-trapezoidal, mit abgerundeten Schultern und nach hinten schwach divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge erreicht kaum zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre Gesamtbreite in einer Querlinie vor den kaum ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt so gross wie ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde sehr weitläufig mit feinen Körnchenpunkten besetzt. Auf den feinen und zarten Körnchenpunkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Gesamtbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur wenig divergent, so dass die Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur sehr wenig grösser ist als die Breite an seiner Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind sehr gut entwickelt, so dass das Abdomen ziemlich kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem unendlich fein mikroskulptierten, aber glatt erscheinenden, glänzenden Grunde fein und ziemlich weitläufig punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen tritt das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas weiter hervor, wogegen es

beim Weibchen, zum Ende breit und flach abgerundet, aus dem Abdominalende kaum hervorragt.

Länge: 1,75 mm.

Die Art wurde vor vielen Jahren von meinem Freunde E. Moczarski gelegentlich einer seiner Studienreisen nach Oberitalien auf den Bergen der Umgebung von Oltre il Colle im Val Seriana, einem östlichen Seitental des mittleren Teiles des grossen Val Brembana in den Bergamasker-Alpen entdeckt. 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus), einige Paratypen in coll. m.

Nun liegen mir aus den neuen Aufsammlungen der Herren des Genfer Museums 16 ♂♂, 3 ♀♀ (Paratypen) vor, die am 24.VI.66 von Herrn A. Comellini in etwa 2000 m Höhe in den Bergamasker-Alpen auf den Bergen der Umgebung von Foppolo im nördlichen Talgebiete des Val Brembana aufgefunden worden sind.

31. **Leptusa** (**Micropisalia**) **gridoneensis** nov. spec.

Ganz dunkelbraun, der Kopf und das Abdomen sind meist schwarzbraun, das Abdominalende ist heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die flach gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrande bis zur Basalrandungskante gemessen, etwa dreimal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem fein mikroskulptierten, etwas glänzenden Grunde weitläufig punktiert, die Durchmesser der Punkte erreichen fast die Hälfte der Grösse der Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind etwa dreimal so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine schüttere, kurze, helle, nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnissmässig kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes aber doch etwas überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa doppelt länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist nur wenig kürzer und nur sehr wenig schwächer als das erste Glied, nicht ganz doppelt länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer und kürzer als das zweite Glied, etwa nur einundeinhalbmal länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist halb so lang wie das dritte Glied, ganz wenig breiter als das Ende dieses Gliedes, zwar schwach, aber deutlich quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge, etwas mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwa die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist

so breit wie das zehnte Glied und um etwa die Hälfte länger als dieses Glied, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind mit feinen, länger abstehenden, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an ausserdem mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss stark quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste Breite in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge ist um fast ein Drittel grösser als seine Mittellänge. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvex über die abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten etwas stärker konvergent und fast geradlinig über die abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Seine Oberseite ist flach gewölbt und hat in der Längsmittellinie die Andeutung eines ganz schwachen Längseindruckes; seine Oberfläche ist auf einem rundnetzmaschig mikroskulptierten, wenig glänzenden Grunde weitläufig und sehr fein punktiert, die Punkte sind nur etwa halb so stark wie jene auf der Oberfläche des Kopfes und sind etwas weitläufiger angeordenet als dort. In den Punkten inseriert eine schüttere, feine, kurze, helle, nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss schwach quer-trapezoidal, mit abgerundeten Schultern und nach hinten nur sehr schwach divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge erreicht fast zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre grösste Breite in einer Querlinie vor den wenig ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt so gross wie ihre Schulterlänge und fast so gross wie die grösste Halsschildbreite. Ihre Oberseite ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem fein mikroskulptierten, etwas stärker als der Vorderkörper glänzenden Grunde sehr fein und weitläufig, ähnlich wie auf der Oberfläche des Halsschildes punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, schüttere, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur sehr schwach divergent, so dass seine Breite am quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur sehr wenig grösser ist als seine Breite an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind sehr gut entwickelt, so dass das Abdomen kräftig gerandet erscheint. Alle Tergite haben an ihren Basen eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, fast glatt erscheinenden, glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen steht das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas weiter hervor, wogegen es beim Weibchen, zum Ende viel breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominalende kaum hervorragt.

Länge: 1,75—2 mm.

Von der neuen Art liegt mir 1 ♂ (Holotypus) und 1 ♀ (Allotypus) vor, die von Dr. Besuchet am 4.VIII.64 auf dem Mte. Gridone im Kanton Tessin (Schweiz) in etwa 2000 m Höhe aufgefunden worden sind.

32. **Leptusa (Micropisalia) vallistoggiae** nov. spec.

Ganz dunkelbraun, der Kopf und das Abdomen sind meist schwarzbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit sehr kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser kaum so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, etwa dreimal so gross wie die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber etwas glänzenden Grunde weitläufig, aber verhältnismässig kräftig punktiert, die Durchmesser der Punkte erreichen fast die Grösse der Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind etwa doppelt so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine kurze, helle, äusserst feine, von hinten nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes nur sehr wenig überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas kürzer, aber nicht schwächer als das erste Glied, etwa um die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer und kürzer als das zweite Glied, höchstens um die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist halb so lang wie das dritte Glied, etwas breiter als das Ende dieses Gliedes, deutlich leicht quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwa die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und um die Hälfte länger als dieses Glied, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, länger abstehenden, hellen Sinneshaaren besetzt, ausserdem vom vierten Glied an mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge gelegene

Breite ist um etwa ein Viertel grösser als seine Mittellänge. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent über die eng abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten flach konvex und ziemlich konvergent über die breit abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem äusserst fein mikroskulptierten und weniger als jener des Kopfes glänzenden Grunde sehr weitläufig und sehr fein punktiert, die Durchmesser der Punkte sind kaum halb so gross wie jene der Punkte auf der Oberfläche des Kopfes und die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind etwa doppelt grösser als dort. In den Punkten inseriert eine feine, helle, kurze, schüttere, nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten leicht divergenten Seitenkonturen, ihre Schulterlänge erreicht etwas mehr als die Hälfte der Mittellänge des Halsschildes, ihre grösste Gesamtbreite in einer Querlinie vor den leicht ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt so gross wie ihre Schulterlänge und etwas grösser als die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem fein mikroskulptierten, aber etwas stärker als jene des Vorderkörpers glänzenden Grunde fein und sehr weitläufig punktiert. In den Punkten inseriert eine schüttere, kurze, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur sehr schwach divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur wenig grösser ist als jene an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind sehr gut entwickelt, so dass das Abdomen kräftig, aber schmal gerandet erscheint. Alle Abdominaltergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, glatt erscheinenden und glänzenden Grunde sehr fein und nicht sehr dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen tritt das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas weiter hervor, wogegen es beim Weibchen, zu seinem Ende breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominalende nur sehr wenig oder gar nicht hervorragt.

Länge: 1,75—2 mm.

Von der neuen Art liegen mir 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus), 2 ♂♂, 4 ♀♀

(Paratypen) vor, die von Herrn A. Comellini am 24.X.67 auf den Bergen um das Val Toggia in Novarra (Nord-Italien) in etwa 2100 m Höhe aufgefunden worden sind.

33. **Leptusa (Micropisalia) mucronemontis** nov. spec.

Ganz dunkelbraun bis dunkel rotbraun, der Kopf und das Abdomen sind meist noch dunkler braun bis schwarzbraun, das Abdominalende ist meist hell rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit sehr kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser erheblich kleiner sind als die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die stark gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrand über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, fast fünfmal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist etwas gewölbt; seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde verhältnismässig kräftig und dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind nur wenig grösser als die Durchmesser der Punkte. In den Punkten inseriert eine kurze, feine, helle, von hinten schräg nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes kaum überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas kürzer, aber kaum schwächer als das erste Glied, hat etwa zwei Drittel der Länge dieses Gliedes und ist um etwa die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer als das zweite Glied, hat auch etwa zwei Drittel der Länge dieses Gliedes und ist auch um etwa die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist kaum halb so lang wie das dritte Glied, so breit wie das Ende dieses Gliedes, im Gesamtumriss leicht quer; die folgenden Glieder nehmen ganz wenig an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied fast doppelt breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit hellen, feinen, länger abstehenden Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an überdies mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Viertel grösser als seine Mittellänge. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvex und dann über die breit

abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten flach konvex und wenig konvergent über die noch breiter abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde sehr fein und sehr weitläufig punktiert, die Punkte sind kaum halb so gross wie jene auf der Oberfläche des Kopfes, aber ihre durchschnittlichen Zwischenräume sind drei- bis viermal grösser als dort. In den Punkten inseriert eine kurze, feine, helle, schräg nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten nur sehr schwach divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge erreicht kaum zwei Drittel der Mittellänge des Halsschildes, ihre grösste Gesamtbreite in einer Querlinie vor den kaum ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt so gross wie ihre Schulterlänge, aber nicht grösser als die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber verhältnismässig glänzenden Grunde dicht und ziemlich kräftig, etwa so wie auf der Oberfläche des Kopfes punktiert. In der Punktierung inseriert eine kurze, feine, helle, nach schräg hinten aussen gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an der Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur sehr schwach divergent, so dass die Breite des Abdomens am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur wenig grösser ist als die Breite an seiner Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind sehr gut entwickelt, so dass das Abdomen kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, fast glatt erscheinenden und glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen tritt das letzte, zu seinem Ende ganz eng abgerundete Abdominalsternit aus dem Abdominalende deutlich etwas hervor, wogegen es beim Weibchen, zu seinem Ende breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominalende nicht oder kaum hervorragt.

Länge: 1,75—2 mm.

Von der neuen Art liegen mir 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus), 16 ♂♂, 11 ♀♀ (Paratypen) vor, die von Herrn A. Comellini am 27.V.67 in etwa 2000 m Höhe in der Umgebung des Lago di Mucrone (Prov. Vercelli, Nord-Italien) aufgefunden

worden sind. Weiterhin fand er 29 ♂♂, 2 ♀♀ (Paratypen) am gleichen Tage in etwa 2250 m Höhe auf dem Mte. Mucrone selbst.

34. **Leptusa (Micropisalia) furcae** nov. spec.

Ganz dunkel rötlichbraun bis schwarzbraun, das Abdominalende ist mitunter etwas heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit sehr kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser nur so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten, nach hinten leicht erweiterten Schläfen hinter den Augen sind, vom Hinterrande der Augen über die Wölbungen bis zur Basalrandung gemessen, etwa viermal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist ziemlich gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber etwas glänzenden Grunde verhältnismässig kräftig und ziemlich dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind fast grösser als die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind nur wenig grösser als die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine kurze, feine, helle, von hinten nach schräg vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes noch erreichen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa doppelt länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas kürzer, aber kaum schwächer als das erste Glied, etwa um die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist erheblich schwächer als das zweite Glied, erreicht aber kaum zwei Drittel seiner Länge und ist auch etwa um die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist halb so lang wie das dritte Glied, so breit wie das Ende dieses Gliedes, sehr deutlich quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied um mehr als um die Hälfte breiter als lang erscheint; das Englied ist so breit wie das vorhergehende Glied, dabei fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit länger abstehenden, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt, ausserdem vom vierten Glied an mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste Breite liegt in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Mittellänge und ist um etwa ein Drittel grösser als seine Mittellänge. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent über die abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn leicht konvexen Vorderrande, nach hinten fast geradlinig und stärker konvergent über die breiter abgerundeten

Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem fein mikroskulptierten, kaum glänzenden Grunde fein und sehr weitläufig punktiert, die Punkte sind etwas feiner als jene auf der Oberfläche des Kopfes und ihre durchschnittlichen Zwischenräume sind zwei- bis dreimal so gross wie dort. In den Punkten inseriert eine schüttere, feine, kurze, helle, nach hinten schräg aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgerundeten Schultern und nach hinten nur schwach divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge erreicht kaum zwei Drittel der Mittellänge des Halsschildes, ihre grösste Gesamtbreite in einer Querlinie durch die kaum ausgerandeten Hinterwinkel ist fast doppelt so gross wie ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die flach gewölbte Oberseite der Flügeldecken ist durch flache Eindrücke etwas uneben, ihre Oberflächen sind auf einem fein mikroskulptierten, etwas glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an der Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur sehr wenig divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur sehr wenig grösser ist als seine Breite an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen kräftig, aber nur schmal gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben an ihren Basen eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, fast glatt erscheinenden und glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Weibchen tritt das zum Ende breit und flach abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende kaum hervor. Das Männchen ist noch unbekannt.

Länge: 1,75—2 mm.

Von der neuen Art liegen mir 1 ♀ (Holotypus) und 3 ♀♀ (Paratypen) vor, die am 23.IX.65 von Herrn A. Comellini in 2050 m Höhe im Gebiet des Furka-Passes im Kanton Wallis aufgefunden worden sind.

35. **Leptusa (Micropisalia) comellinii** nov. spec.

Ganz dunkel rötlichbraun bis schwarzbraun, das Abdominalende ist etwas heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser die Grösse der Enddicke des ersten Fühlergliedes erreichen. Die gewölbten nach hinten ganz schwach erweiterten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrande über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, fast viermal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem fein mikroskulptierten, aber fast glatt erscheinenden, glänzenden Grunde dicht und ziemlich kräftig punktiert, die Durchmesser der Punkte sind so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Entfernungen zwischen den Punkten sind etwas kleiner als die Durchmesser der Punkte. In den Punkten inseriert eine kurze, feine, helle Behaarung, die von hinten schräg nach vorn innen gelagert ist.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt die Hinterwinkel des Halsschildes kaum überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas kürzer, aber kaum schwächer als das erste Glied, erreicht nur etwa drei Viertel der Länge des ersten Gliedes und ist um etwa ein Viertel länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied hat nur etwa zwei Drittel der Länge des zweiten Gliedes, ist aber viel schwächer als dieses Glied, dabei nur wenig länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist etwas mehr wie halb so lang wie das dritte Glied, aber etwas breiter als das Ende dieses Gliedes, sehr deutlich quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge, etwas mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied fast doppelt breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, länger abstehenden, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an ausserdem mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, seine grösste in einer, Querlinie etwas vor dem vordersten Drittel seiner Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Drittel grösser als die Mittellänge, seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn leicht konvergent und dann abgerundet zum nach vorn leicht konvexen Vorderrande, nach hinten etwas stärker konvergent und fast geradlinig über die breiter abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist

flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber fast glatt erscheinenden, ziemlich stark glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In den Punkten inseriert eine kurze, feine, helle Behaarung, die schräg nach hinten aussen bis quer gelagert ist.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgerundeten Schultern und nach hinten nur ganz schwach divergenten Seitenkonturen; ihre Schulterlänge erreicht kaum zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre grösste, in einer Querlinie durch die nur schwach ausgerandeten Hinterwinkel gelegene Gesamtbreite ist fast doppelt so gross wie ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde fein und weitläufig punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an der Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur sehr schwach divergent, wodurch seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur wenig grösser ist als die Breite an seiner Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, wodurch das Abdomen ziemlich kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem fein mikroskulptierten, fast glatt erscheinenden und glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen ragt das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende mehr oder weniger weit hervor, wogegen es beim Weibchen, zum Ende breit und flach abgerundet, aus dem Abdominalende nicht oder nur kaum hervortritt.

Länge: 1,75—2 mm.

Von der neuen Art liegen mir 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus), 41 ♂♂, 13 ♀♀ (Paratypen) vor, die von Dr. Besuchet am 6.VIII.68 in etwa 2000 bis 2400 m Höhe auf der Torrentalpe im Wallis aufgefunden worden sind. Ausserdem noch 1 ♂, 3 ♀♀ (Paratypen) die von ihm in etwa 2000 m Höhe am 12.VI.67 auf dem gleichen Bergmassiv aufgefunden worden sind.

36. **Leptusa (Micropisalia) impennis** EPPELSHEIM
(FAUVEL i.l. — 1889, Dt. Ent. Z. 30: 163)

Dr. Eppelsheim hat die Art nach einem ihm von Fauvel als impennis i. l. bestimmten Exemplar von Rosenlaui in den Berner Alpen beschrieben. (Die von ihm am Ende der Beschreibung angeführten Exemplare von Vallombroso im toskanischen Apennin gehören aber nicht zu **impennis** Eppelsheim, sondern zu einer eigenen, neuen, noch unbeschriebenen Art **vallombrosiaca** Scheerpeltz).

Aus den neuen Aufsammlungen der beiden Herren des Genfer Museums liegen mir jetzt Exemplare von folgenden Fundorten vor:

Schweiz, Kt. Bern: First über Grindelwald, 2200 m, 15.V.67, A. Comellini, (25 ♂♂, 16 ♀♀)

„ Grindelwald, First, 2200 m, V.67, Toumayeff, (1 ♀).

37. **Leptusa (Micropisalia) piceata** MULSANT-REY
(1853, Opuscules Entom., II., 48; 1871, Hist. Nat. Col. France. Brévip., Aléoch., V., p. 273)

Die Art war von MULSANT & REY nach Exemplaren aus den „montagne de la Suisse» beschrieben worden. Erst in neuerer Zeit wurde festgestellt, dass die Tiere, die der Beschreibung von MULSANT & REY zu Grunde lagen, aus den Walliser Alpen stammten. Bis vor wenigen Jahrzehnten waren aber alle kleinen Leptusenformen, gleichgültig ob sie aus den Alpen, Sudeten, Karpaten, aus den Gebirgen der Apenninen- oder Balkan-Halbinsel stammten, mit wenigen Ausnahmen, als zur Art MULSANT & REYS gehörig angesehen worden.

Nun liegen mir aus den neuen Aufsammlungen der beiden Herren des Genfer Museums Exemplare von folgenden Fundorten vor:

Schweiz, Kt. Wallis: Gletschwald bei Arolla, 2150 m, 13.IX.53, Dr. Besuchet, (1 ♀)

Alpe Tracuit, 20.IX.59, 2500 m, Dr. Besuchet, (1 ♂, 14 ♀♀)

ibid., 20.IX.59, 2000 m, A. Comellini, (4 ♀♀)

ibid., 29.IX.59, 2000 m, 29.IX.59, Dr. Besuchet, (1 ♂, 3 ♀♀)

Arolla, 2400 m, 22.IX.61, Dr. Besuchet, (1 ♂)

ibid., 2075 m, 23.IX.61, Dr. Besuchet, (1 ♂, 1 ♀)

ibid., 2400 m, 22.IX.61, A. Comellini, (1 ♂)

Stafelalpe über Zermatt, 2200 m, 28.IX.61, Dr. Besuchet, (1 ♂, 1 ♀)

Simplon, 2000 m, 29.VI.62, Dr. Besuchet, (2 ♀♀)

Laquintal, 2000 m, 29.VI.62, Dr. Besuchet, (1 ♀)
Valsorey, 2000 m, 27.VI.65, A. Comellini (18 ♂♂, 17 ♀♀)
Sunega über Zermatt, 2250 m, 14.VII.66, A. Comellini, (1 ♂)
Tustern über Zermatt, 2240 m, 14.VII.66, A. Comellini, (5 ♂♂, 2 ♀♀)
Riffelalpe über Zermatt, 2200 m, 24.VII.66, A. Comellini, (1 ♀)
Riffelberg, 2500 m, 14.IX.69, Dr. Besuchet, (4 ♂♂).

38. **Leptusa (Micropisalia) sanctibernardi** nov. spec.

Ganz schwarzbraun, das Abdominalende ist mitunter etwas heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit etwas grösseren Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser etwa die Länge des dritten Fühlergliedes erreichen. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Hinterrande der Augen über die Wölbungen bis zur Basalrandung des Kopfes gemessen, etwa dreimal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist etwas gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem unendlich fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde fein und nicht dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind etwa halb so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind etwa doppelt so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine feine, helle, von hinten schräg nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt aber den Hinterrand des Halsschildes doch etwas überragen. Das erste, verkehrtkegelstumpfförmige Glied ist etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das zweite, etwas kürzere, aber kaum schwächere, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist um etwas mehr wie um die Hälfte länger als breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und etwas kürzer als das zweite Glied, nicht ganz um die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist halb so lang wie das dritte Glied und so breit wie das Ende dieses Gliedes, deutlich quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge, etwas mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwas mehr wie um die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und um die Hälfte länger als dieses Glied, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, länger abstehenden, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an ausserdem mit eine äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss leicht quer-verkehrt-trapezoidal seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Länge gelegene Breite ist um etwa ein Viertel grösser als seine Mittellänge. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite kurz konvergent nach vorn über die ziemlich eng abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten ziemlich stark konvergent und fast geradlinig über die breit abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat in der Mittellängslinie mitunter die Andeutung eines ganz schwachen, schmalen Längseindruckes. Seine Oberfläche ist auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber ziemlich stark glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht, viel feiner als auf der Oberfläche des Kopfes, punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, schräg nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgerundeten Schultern und nach hinten nur ganz schwach divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge erreichet nur etwa zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre grösste Gesamtbreite in einer Querlinie vor den leicht ausgerandeten Hinterwinkeln ist doppelt grösser als ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt ihre Oberflächen sind auf einem ausserordentlich fein mikroskulptierten, ziemlich glänzenden Grunde weitläufig, aber ziemlich kräftig punktiert. In den Punkten inseriert eine schüttere, feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten schwach divergent, so dass die Breite des Abdomens am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur sehr wenig grösser ist als die Breite an seiner Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen zwar kräftig, aber nur schmal gerandet erscheint. Alle Tergite haben an ihren Basen eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem ausserordentlich fein mikroskulptierten, fast glatt erscheinenden und stark glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übriegen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen ragt das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas weiter hervor, wogegen es beim Weibchen, zum Ende breit und flach abgerundet, aus dem Abdominalende nicht oder kaum hervortritt.

Länge: 2—2,25 mm.

Von der neuen Art liegen mir 1 ♂ (Holotypus), 1 ♂, 5 ♀♀ (Paratypen) vor, die von Herrn A. Comellini am 1.VI.66 in etwa 2100 m Höhe in der Umgebung von Hospitalet am Grossen St. Bernhard aufgefunden worden sind. Weiterhin 1 ♀ (Paratypus) das von ihm dort in 2100 m Höhe am 20.VIII.65 und 1 ♀ (Allotypus), das von ihm am 25.VII.66 in etwa 2250 m Höhe auf dem Grossen St. Bernhard aufgefunden worden ist.

39. **Leptusa (Micropisalia) champexensis** SCHEERPELTZ
(1965, Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 38: 174)

Die Art wurde von Herrn A. Linder, Üettligen b. Bern, in 1 ♂ (Holotypus) und 1 ♀ (Allotypus) im X.1955 im Arpette-Massiv im Gebiet um den Lac de Champex (südl. von Martigny) aufgefunden.

Nun liegt mir aus den Aufsammlungen der Herren des Genfer Museums die Art von folgendem Fundort vor:

Kt. Wallis, Col de Balme, 2200 m Höhe, 10.VII.65, Dr. Besuchet, (1 ♀).

40. **Leptusa (Micropisalia) cerviniaticola** nov. spec.

Ganz dunkel rötlichbraun bis schwarzbraun, der Kopf und das Abdomen sind bei hellerer Gesamtfärbung schwarzbraun, das Abdominalende ist gewöhnlich etwas heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit nicht sehr kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser etwa so gross sind wie die Länge des dritten Fühlergliedes. Die gewölbten, nach hinten leicht erweiterten Schläfen hinter den Augen sind, vom Hinterrande der Augen über die Wölbungen bis zur Basalrandungskante des Kopfes gemessen, etwa dreimal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem äusserst fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde nicht dicht und verhältnismässig fein punktiert, die Durchmesser der Punkte sind etwa halb so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind etwa dreimal grösser als die Durchmesser der Punkte. In den Punkten inseriert eine feine, helle, von hinten schräg nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes kaum überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas mehr wie zweimal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist kaum schwächer, aber etwas kürzer als das erste Glied, nicht ganz zweimal länger als breit; das dritte,

verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist kaum schmäler, hat aber nur etwa zwei Drittel der Länge des zweiten Gliedes und ist um etwa die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist halb so lang wie das dritte Glied und etwas breiter als das Ende dieses Gliedes, sehr deutlich quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge, mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied fast doppelt breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit länger abstehenden, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an überdies mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss sehr schwach quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge gelegene Breite ist nur ganz wenig grösser als seine Mittellänge. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent über die abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten ziemlich stark konvergent und fast geradlinig über die breit abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten ziemlich stark konvexen Hinterrande. Seine Oberseite ist flach gewölbt und trägt an der Basis vor der Mitte des Hinterrandes einen grösseren, aber flachen Eindruck. Seine Oberfläche ist auf einem unendlich fein mikroskulptierten, aber ziemlich stark glänzenden Grunde sehr weitläufig, beim ♂ sehr fein und undeutlich, beim ♀ stärker und deutlicher punktiert. In den Punkten inseriert eine schüttere, kurze, feine, helle, nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten leicht divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge erreicht kaum zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre grösste Breite in einer Querlinie vor den leicht ausgerandeten Hinterwinkeln ist fast doppelt so gross wie die Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Ihre Oberseite ist flach gewölbt, ihre Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, ziemlich glänzenden Grunde fein und weitläufig, etwas feinkörnelig punktiert. In den Punkten inseriert eine schüttere, feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten etwas divergent, seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites ist um etwa ein Viertel grösser als seine Breite an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut etnwickelt, so dass das Abdomen ziemlich kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben an ihren Basen eine Basalquerfurche. Die

Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, fast glatt erscheinenden, glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen tritt das zum Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende meist etwas deutlicher hervor, wogegen es beim Weibchen, breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominalende kaum oder nur ganz wenig hervorragt.

Länge: 1,75—2 mm.

Von der neuen Art liegen mir 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus), 21 ♂♂, 7 ♀♀ (Paratypen) vor, die am 28.V.67 von Herrn A. Comellini in etwa 2050 m Höhe auf dem Gebirgsmassiv der Cervinia im Aosta-Tal (Nordwest-Italien) aufgefunden worden sind. Ausserdem 24 ♂♂, 6 ♀♀ (Paratypen), die von ihm am gleichen Tage in etwa 2500 m Höhe auf dem sogenannten Plan de Maison desselben Gebirgsmassives aufgefunden worden sind. Schliesslich 1 ♂ (Paratypus), das von ihm in 2500 m Höhe am 12.VII.68 auf dem Gebirgsmassiv Cervinia erbeutet worden ist.

41. **Leptusa (Micropisalia) indigena** nov. spec.

Ganz dunkel rötlichbraun bis schwarzbraun, das Abdominalende ist meist heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit ziemlich kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser nur so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die ziemlich stark gewölbten, nach hinten etwas erweiterten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrande über die starken Wölbungen bis zur Basalrandungskante gemessen, etwa viermal länger als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist leicht gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem feinst mikroskulptierten, etwas glänzenden Grunde fein und ziemlich dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind etwa halb so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind etwa doppelt so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine kurze, feine, helle, von hinten schräg nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes kaum überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist um etwas mehr wie zweimal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und kürzer als das erste Glied, etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das verkehrt-kegelstumpfförmige dritte Glied ist erheblich schwächer und noch etwas

kürzer als das zweite Glied, nicht ganz zweimal länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes, halb so lange wie dieses Glied, so lang wie breit, im Umriss quadratisch; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge, aber mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied fast doppelt breiter als lang erscheint; das grosse Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, hellen, länger abstehenden Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an ausserdem mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss schwach quer-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge gelegene Breite ist nur um etwa ein Sechstel grösser als seine Mittellänge und so gross wie die grösste Kopfbreite, seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent über die etwas abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten stärker konvergent und fast geradlinig über die breit abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten konvexen Hinterrande. Seine Oberseite ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem ziemlich kräftig mikroskulptierten, nur schwach glänzenden Grunde fein und ziemlich weitläufig, in der Stärke ähnlich wie auf der Oberfläche des Kopfes, in der Anordnung aber noch viel weitläufiger punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind stark quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten nur wenig divergenten Seitenkonturen, ihre Schulterlänge erreicht nur wenig mehr wie die Hälfte der Halsschildmittellänge, ihre grösste Gesamtbreite in einer Querlinie vor den nur schwach ausgerandeten Hinterwinkeln ist doppelt so gross wie ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Ihre Oberseite ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem fein mikroskulptierten, ziemlich stark glänzenden Grunde nicht sehr kräftig und weitläufig punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur schwach divergent, wodurch seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur um etwa ein Viertel grösser ist als die Breite an seiner Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen

der Tergite sind fein und nicht dicht punktiert, in der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen ragt das zu seinem Ende eng und schmal abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas hervor, wogegen es beim Weibchen, zu seinem Ende breit und flach abgerundet, aus dem Abdominalende meist kaum oder gar nicht hervortritt.

Länge: 1,5—1,75 mm

Von der neuen Art liegen mir 1 ♂ (Holotypus), 1 ♀ (Allotypus), 40 ♂♂, 13 ♀♀ (Paratypen) vor, die von Herrn A. Comellini am 26.VI.66 in etwa 2000 m Höhe auf den das Tal Veny säumenden Gebirgsmassiven (Prov. Aosta, Nordwest-Italien) aufgefunden worden sind. Ausserdem 6 ♂♂, 5 ♀♀ (Paratypen) die von ihm am 28.VI.65 auf dem Gebirgsmassiv des Brévent (über Chamonix in Savoyen) in etwa 2400 m Höhe gesammelt worden sind. Die Art dürfte auf den Bergmassiven rings um das Mont-Blanc-Massiv weiter heimisch sein.

42. **Leptusa (Micropisalia) comelliniana** nov. spec.

Ganz dunkel rötlichbraun bis schwarzbraun, das Abdominalende ist meist etwas heller rötlichbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit etwas grösseren, aber flachen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser ganz wenig grösser sind als die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrande über die Wölbungen bis zur Basalrandung gemessen, etwa dreimal länger als der von oben sichtbare Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem fein mikroskulptierten, nur schwach glänzenden Grunde ziemlich kräftig, aber nicht dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind etwa halb so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, ihre durchschnittlichen Zwischenräume sind etwa doppelt so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine feine, kurze, helle, von hinten schräg nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und ziemlich kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes kaum überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwa doppelt länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist kaum schwächer und kürzer als das erste Glied, gleichfalls etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer, aber noch kürzer als das zweite Glied, erreicht nur etwa drei Viertel seiner Länge und Breite und ist um etwa die Hälfte länger als breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende

des dritten Gliedes und halb so lang wie dieses Glied, sehr deutlich quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glied um etwa die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und ist um die Hälfte länger als dieses Glied, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, länger abstehenden, hellen Sinneshaaren besetzt, überdies vom vierten Glied an mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss ganz schwach quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Mittellänge gelegene Breite ist nur unwesentlich grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite kurz schwach konvergent nach vorn über die abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten stärker konvergent und fast geradlinig über die breiter abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten konvexen Hinterrande. Seine Oberseite ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem mikroskulptierten, nur schwach glänzenden Grunde sehr fein und weitläufig punktiert, die Durchmesser der Punkte sind kaum halb so gross wie die Durchmesser der Punkte auf der Oberfläche des Kopfes, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind doppelt grösser als dort. In den Pünktchen inseriert eine feine, helle, schräg nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgerundeten Schultern und nach hinten nur ganz schwach divergenten Seitenkonturen; ihre Schulterlänge erreicht etwa zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre grösste Breite in einer Querlinie durch die kaum ausgerandeten Hinterwinkel ist um etwa drei Viertel grösser als ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem mikroskulptierten, schwach glänzenden Grunde fein und ziemlich weitläufig, ganz wenig stärker und etwas dichter als die Oberfläche des Halsschildes punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur sehr schwach divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur sehr wenig grösser ist als die Breite an seiner Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, wodurch das Abdomen kräftig, aber nur schmal gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, fast glatt erscheinenden und glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht punktiert.

In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen tritt das letzte Abdominalsternit, das an seinem Ende eng abgerundet ist, aus dem Abdominalende meist deutlich etwas hervor, wogegen es beim Weibchen, breit und flach zum Ende abgerundet, aus dem Abdominalende kaum oder überhaupt nicht hervorragt.

Länge: 1,5—1,75 mm

Von der neuen Art liegt mir 1 ♂ (Holotypus), 3 ♀♀ (Paratypen) vor, die am 19.VIII.59 von Dr. Besuchet in etwa 2000 m Höhe auf dem Gebirgsmassiven um Anzeindaz (Kanton Waadt) aufgefunden worden sind. Weiterhin sind von ihm folgende Exemplare aufgefunden worden: 1 ♀ (Allotypus) am 1.IX.59, 1 ♂, 1 ♀ (Paratypen) am 16.VII.53 und 1 ♀ (Paratypus) am 19.VII.59 am gleichen Fundorte; 4 ♂♂, 1 ♀ (Paratypen) am 15.X.66 auf den Gebirgsmassiven um Taveyannaz (Kanton Waadt) in etwa 2000 m Höhe; 19 ♂♂, 6 ♀♀ (Paratypen) am 9.VII.67 in 2100 m Höhe auf den Gebirgsmassiven des Chamossaire (Kanton Waadt).

43. **Leptusa (Micropisalia) tenuissima** nov. spec.

Ganz dunkel rotbraun, mit schwarzbraunem Kopf und ebenso gefärbtem vierten und fünften freiliegenden Abdominalsegment, meist hell rötlichbraunem Abdominalende, seltener ganz schwarzbraun mit hellerem Abdominalende, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss stark quer-elliptisch, mit sehr kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser kaum die Grösse der Enddicke des ersten Fühlergliedes erreichen. Die stark gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrande über die breiten Wölbungen bis zur Basalrandung gemessen, gut viermal grösser als die Längen der von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist ziemlich gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde verhältnismässig kräftig und nicht dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte sind so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind so gross oder etwas grösser als die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine kurze, feine, helle, von hinten schräg nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind ziemlich kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes kaum überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas mehr wie doppelt länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer als das erste Glied, hat nur etwa drei Viertel der Länge dieses Gliedes und ist nicht ganz

doppelt länger als breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch schwächer als das zweite Glied, hat nur wenig mehr als die Hälfte der Länge dieses Gliedes und ist nur um etwa ein Viertel länger als breit; das vierte Glied ist deutlich etwas breiter als das Ende des dritten Gliedes, hat etwa drei Viertel der Länge dieses Gliedes und ist sehr deutlich quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge, etwas mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied fast doppelt breiter als lang erscheint. Das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und gut um die Hälfte länger als dieses Glied, sein Ende ist ogival abgerundet. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, hellen, länger abstehenden Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an ausserdem mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Viertel grösser als seine Mittellänge. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent über die abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten etwas stärker konvergent und ganz flach konvex über die breit abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Seine Oberseite ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, etwas glänzenden Grunde sehr fein und weitläufig, etwa nur ein Drittel so stark und dreimal weitläufiger als auf der Oberfläche des Kopfes punktiert. In den Punkten inseriert eine kurze, feine, helle, schräg nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss stark quer-trapezoidal, mit abgerundeten Schultern und nach hinten schwach divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge erreicht nur etwa zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre Gesamtbreite in einer Querlinie durch die kaum ausgerandeten Hinterwinkel ist doppelt so gross wie die Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt und jede hat vor den Hinterwinkeln einen schrägen Eindruck; ihre Oberflächen sind auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber ziemlich glänzenden Grunde mit feinen Körnchenpunkten weitläufig besetzt. Auf den feinen Körnchenpunkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an der Basis nur wenig schmäler als die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur sehr schwach divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur um etwa ein Fünftel grösser ist als seine Breite an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen kräftig gerandet

erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem unendlich fein mikroskulptierten, glatt erscheinenden und glänzenden Grunde sehr fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen ragt das zu seinem Ende eng abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas hervor. Das Weibchen ist noch nicht bekannt, doch dürfte bei ihm das zum Ende breit und flach abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** nicht oder kaum hervortreten.

Länge: 1,75 mm.

Die Art war vor vielen Jahren von meinem Freunde, Oberstleutnant L. Strupi auf dem Col du Lautaret in den französischen Westalpen entdeckt worden. (1 ♂, Holotypus in coll. m.)

Aus den neuen Aufsammlungen der beiden Herren des Genfer Museums liegen mir jetzt 2 ♂♂ (Paratypen) vor, die am 29.VIII.67 von Herrn A. Comellini in etwa 2050 m Höhe auf dem Col du Lautaret wiederaufgefunden worden sind.

44. **Leptusa (Micropisalia) tournettensis** nov. spec.

Ganz rötlichbraun, das dritte und vierte, sowie die basale Hälfte des fünften freiliegenden Segmentringes des Abdomens sind schwarzbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss stark quer-elliptisch, mit sehr kleinen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser nur so gross sind wie die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die stark gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Augenhinterrande über die Wölbungen bis zur Basalrandung gemessen, etwa viermal länger als die von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, fast glatt erscheinenden und etwas glänzenden Grunde ausserordentlich fein und sehr weitläufig punktiert, die Durchmesser der Pünktchen erreichen kaum ein Viertel der Grössen der Cornealfacetten der Augen und ihre durchschnittlichen Zwischenräume sind etwa vier- bis fünfmal so gross wie die Pünktchendurchmesser. In den Pünktchen inseriert eine kurze, feine, helle, von hinten schräg nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt die Hinterwinkel des Halsschildes etwas überragen. Das erste, verkehrtkegelstumpfförmige Glied ist etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und etwas kürzer als das erste Glied, aber gleichfalls etwa zweimal länger als an seinem Ende breit;

das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist erheblich schwächer als das zweite Glied, erreicht nur etwa zwei Drittel der Länge dieses Gliedes und ist um etwa die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist etwa halb so lang wie das dritte Glied, etwas breiter als das Ende dieses Gliedes, ganz schwach quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge, etwas mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied fast doppelt breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und fast so lang wie die beiden vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit länger abstehenden, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt und vom vierten Glied an überdies mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss schwach quer-verkehrt-trapezoidal, seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Fünftel grösser als seine Mittellänge; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite kurz konvex über die breit abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten stärker konvergent und ganz flach konvex über die noch breiter abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat vor der Mitte des Hinterrandes eine kleine, abgeflachte Stelle; seine Oberfläche ist auf einem fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur schwach glänzenden Grunde, ähnlich wie auf der Oberfläche des Kopfes, sehr fein, in der Mikroskulptur schwer erkennbar und ebenso wie dort sehr weitläufig punktiert. In den Pünktchen inseriert eine feine, kurze, helle, nach schräg hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgerundeten Schultern und nach hinten nur sehr schwach divergenten Seitenkonturen, ihre Schulterlänge erreicht nicht ganz zwei Drittel der Halsschildmittellänge, ihre grösste Breite in einer Querlinie durch die kaum ausgerandeten Hinterwinkel ist fast doppelt so gross wie ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Ihre Oberseite ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem äusserst fein mikroskulptierten, etwas glänzenden Grunde verhältnismässig kräftig, aber weitläufig punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an seiner Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur sehr schwach divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur sehr wenig grösser ist als seine Breite an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen kräftig, aber schmal gerandet

erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind fein und nicht dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen tritt das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende etwas hervor. Das Weibchen ist noch unbekannt, doch dürfte auch bei ihm, wie bei den Weibchen der übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** das letzte Abdominalsternit breit und flach abgerundet sein und aus dem Abdominalende kaum oder nicht hervorragen.

Länge: 1,75 mm.

Von der neuen Art liegt mir 1 ♂ (Holotypus) vor, das von Dr. Besuchet am 10.VII.64 in etwa 2000 m Höhe auf dem Gebirgsmassiv La Tournette in Savoyen aufgefunden worden ist.

45. **Leptusa (Micropisalia) angusticollis** nov. spec.

Ganz dunkel rötlichbraun bis schwarzbraun, der Kopf und der vierte und fünfte freiliegende Segmentring des Abdomens ist meist dunkel schwarzbraun, das Abdominalende ist hell bräunlichrot, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit etwas grösseren, aber ganz flachen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser etwas grösser sind als die Enddicke des ersten Fühlergliedes. Die Oberseite des Kopfes ist flach gewölbt, seine Oberfläche ist auf einem sehr fein mikroskulptierten, aber glänzenden Grunde verhältnismässig fein und ziemlich weitläufig punktiert, die Durchmesser der Punkte sind nur etwa halb so gross wie die Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, ihre durchschnittlichen Zwischenräume sind etwa zwei-bis dreimal so gross wie die Punktdurchmesser. In den Punkten inseriert eine kurze, feine, helle, von hinten schräg nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurz und kräftig, sie würden zurückgelegt die Hinterwinkel des Halsschildes kaum überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas mehr wie zweimal länger als an seinem Ende breit; das zweite, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist etwas schwächer und kürzer als das erste Glied, etwa zweimal länger als an seinem Ende breit; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer und kürzer als das zweite Glied, etwa um die Hälfte länger als an seinem Ende breit; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten Gliedes und halb so lang wie dieses Glied, leicht quer; die folgenden Glieder nehmen etwas an Länge, aber mehr an Breite zu, so dass das zehnte Glied doppelt breiter als lang erscheint; das Endglied ist so breit wie das vorhergehende Glied und so lang wie die beiden

vorhergehenden Glieder zusammengenommen, sein Ende ist kegelförmig zugespitzt. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit feinen, hellen, länger abstehenden Sinneshaaren besetzt und vom vierten Glied an ausserdem mit einer äussers feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss quer und stark verkehrt-trapezoidal seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Drittel seiner Mittellänge gelegene Breite ist um etwa ein Fünftel grösser als seine Mittellänge und nur sc gross wie die grösste Kopfbreite. Seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkten der grössten Breite nach vorn kurz konvergent und über die abgerundeten Vorderwinkel zum nach vorn flach konvexen Vorderrande, nach hinten sehr stark konvergent und fast geradlinig über die breit abgerundeten Hinterwinkel zum nach hinten flach konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat vor der Mitte des Hinterrandes meist die Andeutung eines kurzen, schwachen Längseindruckes. Die Oberfläche des Halsschildes ist auf einem fein mikroskulptierten, schwach glänzenden Grunde fein und ziemlich weitläufig punktiert, die Punkte sind kaum halb so gross wie jene auf der Oberfläche des Kopfes, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind noch etwas grösser als dort. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, schräg nach hinten aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss quer-trapezoidal, mit abgeschrägten Schultern und nach hinten schwach divergenten Seitenkonturen. Ihre Schulterlänge erreicht kaum zwei Drittel der Mittellänge des Halsschildes, ihre Gesamtbreite in einer Querlinie durch die kaum ausgerandeten Hinterwinkel ist nicht ganz doppelt so gross wie ihre Schulterlänge und etwas kleiner als die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist leicht gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem unendlich fein mikroskulptierten, ziemlich glänzenden Grunde mit feinsten Körnchenpunkten weitläufig besetzt. Auf den Körnchenpunkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte Abdomen ist an der Basis so breit wie die Gesamtbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten nur schwach divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites nur sehr wenig grösser ist als seine Breite an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind gut entwickelt, so dass das Abdomen kräftig gerandet erscheint. Die vier ersten freiliegenden Tergite haben eine Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf einem unendlich fein mikroskulptierten, glatt erscheinenden und glänzenden Grunde fein und nicht sehr dicht punktiert. In der Punktierung inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Micropisalia** gebildet.

Beim Männchen tritt das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende deutlich etwas hervor, wogegen es beim Weibchen, breiter und flacher abgerundet, aus dem Abdominalende kaum oder überhaupt nicht hervorragt.

Länge: 1,75 mm.

Von der neuen Art fanden sich 1 ♂ (Holotypus) und 1 ♀ (Allotypus) in der umfangreichen, in meiner Staphyliniden-Spezialsammlung eingebauten coll. Breit, von denen das ♂ am 26.VI.06 von Pinker auf den Gebirgsmassiven um Crissolo, das ♀ von ihm auf den Gebirgsmassiven um Sestrière im Juli 06, beide Fundorte in den Cottischen Alpen, aufgefunden worden waren.

Von den neuen Funden der Herren des Genfer Museums lagen mir nun 2 ♂♂, 1 ♀ (Paratypen) vor, die am 28.VIII.67 auf den Gebirgsmassiven um Sestrière in den Cottischen Alpen in einer Höhe von etwa 2150 m von Herrn A. Comellini aufgefunden worden sind.

46. **Leptusa** (Subgen. **Oligopisalia** Scheerpeltz, (1966, Verh. zool. bot. Ges. Wien 105-106: 20) **filiformis** nov. spec.

Ganz schwarzbraun, die Mundteile, Fühler und Beine sind hell bräunlichgelb.

Der Kopf ist im Gesamtumriss quer-elliptisch, mit etwas grösseren, aber ganz flachen Augen, deren von oben sichtbare Längsdurchmesser fast die Länge des zweiten Fühlergliedes erreichen. Die gewölbten Schläfen hinter den Augen sind, vom Hinterrande der Augen bis zur Basalrandung gemessen, ganz wenig mehr wie doppelt länger als die von oben sichtbaren Längsdurchmesser der Augen. Die Oberseite des Kopfes ist etwas abgeflacht und hat an seinem Hinterrande einen ganz seichten, zarten Quereindruck und in der Mitte des Scheitels einen ebenso seichten, zarten und kurzen Längseindruck. Die Oberfläche des Kopfes ist auf einem äusserst fein mikroskulptierten, etwas glänzenden Grunde fein und sehr dicht punktiert, die Durchmesser der Punkte erreichen kaum ein Viertel der Grössen der Durchmesser der Cornealfacetten der Augen, die durchschnittlichen Zwischenräume zwischen den Punkten sind etwas kleiner wie die Punktdurchmesser. In der Punktierung inseriert eine kurze, helle, von hinten schräg nach vorn innen gelagerte Behaarung.

Die Fühler sind verhältnismässig kurze und zart, sie würden zurückgelegt den Hinterrand des Halsschildes kaum überragen. Das erste, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist kaum schwächer als das erste Glied, erreicht aber nur etwa zwei Drittel seiner Länge; das dritte, verkehrt-kegelstumpfförmige Glied ist noch etwas schwächer als das zweite Glied und erreicht auch nur etwa zwei Drittel der Länge dieses Gliedes; das vierte Glied ist so breit wie das Ende des dritten

Gliedes, ist aber nur halb so lang wie dieses Glied, schon ziemlich stark quer; di folgenden Glieder nehmen etwas an Länge und Breite zu, so dass das zehnte Glie um etwas mehr wie um die Hälfte breiter als lang erscheint; das Endglied ist s breit wie das vorhergehende Glied und um die Hälfte länger als dieses Gliec sein Ende ist ogival abgerundet. Alle Glieder sind an ihren Endkanten mit länge abstehenden, feinen, hellen Sinneshaaren besetzt, vom vierten Glied an überdie mit einer äusserst feinen, hellen Pubeszenz bekleidet.

Der Halsschild ist im Gesamtumriss schwach quer-verkehrt-trapezoida seine grösste, in einer Querlinie durch das vorderste Viertel seiner Mittelläng gelegene Breite ist um etwa ein Viertel grösser als seine Mittellänge und etwa grösser als die grösste Kopfbreite; seine Seitenkonturen verlaufen von den Punkter der grössten Breite nach vorn kurz konvergent über die abgerundeten Vorder winkel zum nach vorn flach konvergenten Vorderrande, nach hinten etwa stärker konvergent und fast geradlinig über die breiter abgerundeten Hinterwinke zum nach hinten konvexen Hinterrande. Die Oberseite des Halsschildes ist flach gewölbt und hat in der Längsmittellinie eine Spur eines schmalen Längseindruckes Seine Oberfläche ist auf einem fein rundnetzmaschig mikroskulptierten, nur seh schwach glänzenden Grunde äusserst fein, in der Mikroskulptur nur schwe erkennbar, weitläufig punktiert, die Pünktchen sind noch viel feiner als jene au der Oberfläche des Kopfes. In den Pünktchen inseriert eine kurze, feine, helle nach hinten schräg aussen bis quer gelagerte Behaarung.

Das Schildchen ist sehr klein und fein dicht skulptiert.

Die Flügeldecken sind im Gesamtumriss nur schwach quer-trapezoidal mit abgerundeten Schultern und nach hinten nur sehr schwach divergenter Seitenkonturen; ihre Schulterlänge erreicht etwa drei Viertel der Halsschildmittellänge, ihre grösste Breite in einer Querlinie durch die kaum ausgerandeten Hinterwinkel ist um etwas mehr wie um die Hälfte grösser als ihre Schulterlänge und so gross wie die grösste Halsschildbreite. Die Oberseite der Flügeldecken ist flach gewölbt, ihre Oberflächen sind auf einem fein mikroskulptierten, etwas glänzenden Grunde weitläufig und etwas stärker als auf der Oberfläche des Kopfes punktiert. In den Punkten inseriert eine feine, helle, gerade nach hinten gelagerte Behaarung.

Die Flügel sind vollkommen geschwunden.

Das langgestreckte und schmale, fast parallelseitige Abdomen ist an der Basis so breit wie die Hinterrandbreite der Flügeldecken, seine Seitenkonturen sind nach hinten kaum divergent, so dass seine Breite am gerade quer abgestutzten, keinen hellen Hautsaum tragenden Hinterrande des siebenten (fünften freiliegenden) Tergites kaum grösser ist als seine Breite an der Basis. Die Pleurite und Epipleurite sind zwar gut entwickelt, doch ist das Abdomen nur schmal und zart gerandet. Alle Tergite haben an ihren Basen eine schmale, seichte Basalquerfurche. Die Oberflächen der Tergite sind auf fast glattem Grunde nur ausser-

ordentlich fein und nur ganz vereinzelt punktiert. In den Pünktchen inserieren einzelne, kurze, helle, nach hinten gelagerte Härchen.

Die Beine sind wie bei den übrigen Arten des Subgenus **Oligopisalia** gebildet.

Beim Männchen tritt das zu seinem Ende enger abgerundete, letzte Abdominalsternit aus dem Abdominalende ganz wenig hervor. Das Weibchen ist noch unbekannt, doch dürfte bei ihm das letzte Abdominalsternit breit und flach abgerundet sein und aus dem Abdominalende nicht oder kaum hervortreten.

Länge: 1,5 mm.

Von der neuen Art liegt mir 1 ♂ (Holotypus) vor, das von Dr. Besuchet am 13.VII.65 in etwa 2000 m Höhe auf der Fluhalpe oberhalb Loèche (Leukerbad) in den Walliser Alpen aufgefunden worden ist.

LITERATUR

BERNHAUER, M. 1935. *Neuheiten der paläarktischen Staphylinidenfauna. II. Neue Leptusa-Arten.* Koleopt. Rundschau, 21: 123-129.

EPPELSHEIM, E. 1889. *Neue Staphyliniden Europas und der angrenzenden Länder.* Dt. Ent. Z. 30: 161-183.

MULSANT, E. et Cl. REY. 1853. *Descriptions de quelques coléoptères nouveaux ou peu connus de la tribu des Brachélytra.* Opuscules Entomologiques, II, p. 35-83.

— 1871-75. *Histoire naturelle de Coléoptères de France, Brévipennes, Aléochariens,* I.-V.

SCHEERPELTZ, O. 1965. *Die von Herrn A. LINDER auf dem Gebiete der Schweiz entdeckten neuen Arten von Staphyliniden.* Mitt. Schweiz. Entom. Ges. 37: 247-288.

— 1966. *Die neue Systematik der Grossgattung Leptusa KRAATZ.* Verh. zool. bot. Ges. Wien, 105-106: 5-55.

INDEX SYSTEMATICUS SPECIARUM

Nr. 1. **Leptusa** (Subgen. **Pisalia** MULSANT-REY) **globulicollis** MULSANT-REY
2. **Leptusa** (Subgen. **Parapisalia** SCHEERPELTZ) **arulensis** nov. spec.
3. **Leptusa (Parapisalia) saentisensis** nov. spec.
4. **Leptusa (Parapisalia) toumayeffi** nov. spec.
5. **Leptusa (Parapisalia) notabilis** nov. spec.
6. **Leptusa (Parapisalia) grisonensis** nov. spec.
7. **Leptusa (Parapisalia) repentina** nov. spec.
8. **Leptusa (Parapisalia) besucheti** nov. spec.
9. **Leptusa (Parapisalia) linderiana** SCHEERPELTZ
10. **Leptusa (Parapisalia) ilsae** BERNHAUER
11. **Leptusa (Parapisalia) fauciumbernardi** nov. spec.
12. **Leptusa (Parapisalia) vallisaquini** nov. spec.
13. **Leptusa (Parapisalia) besuchetiana** nov. spec.

14. **Leptusa (Parapisalia) fauciumredortae** nov. spec.
15. **Leptusa (Parapisalia) mucroneensis** nov. spec.
16. **Leptusa (Parapisalia) moromontis** nov. spec.
17. **Leptusa (Parapisalia) vallisvenyi** nov. spec.
18. **Leptusa (Parapisalia) iseranensis** nov. spec.
19. **Leptusa (Ectinopisalia** Scheerpeltz**) alpigrada** nov. spec.
20. **Leptusa (Ectinopisalia) vallisrosannae** nov. spec.
21. **Leptusa (Ectinopisalia) montiumalbulae** Scheerpeltz
22. **Leptusa (Ectinopisalia) saxicola** nov. spec.
23. **Leptusa (Ectinopisalia) cerviniae** nov. spec.
24. **Leptusa (Micropisalia** Scheerpeltz**) dolomitana** nov. spec.
25. **Leptusa (Micropisalia) ziegleri** nov. spec.
26. **Leptusa (Micropisalia) pilatensis** nov. spec.
27. **Leptusa (Micropisalia) engadinensis** Bernhauer
28. **Leptusa (Micropisalia) helvetica** Scheerpeltz
29. **Leptusa (Micropisalia) angustlarumberninae** nov. spec.
30. **Leptusa (Micropisalia) nigricollis** nov. spec.
31. **Leptusa (Micropisalia) gridoneensis** nov. spec.
32. **Leptusa (Micropisalia) vallistoggiae** nov. spec.
33. **Leptusa (Micropisalia) mucronemontis** nov. spec.
34. **Leptusa (Micropisalia) furcae** nov. spec.
35. **Leptusa (Micropisalia) comellinii** nov. spec.
36. **Leptusa (Micropisalia) impennis** Eppelsheim
37. **Leptusa (Micropisalia) piceata** Mulsant-Rey
38. **Leptusa (Micropisalia) sanctibernardi** nov. spec.
39. **Leptusa (Micropisalia) champexensis** Scheerpeltz
40. **Leptusa (Micropisalia) cerviniaticola** nov. spec.
41. **Leptusa (Micropisalia) indigena** nov. spec.
42. **Leptusa (Micropisalia) comelliniana** nov. spec.
43. **Leptusa (Micropisalia) tenuissima** nov. spec.
44. **Leptusa (Micropisalia) tournettensis** nov. spec.
45. **Leptusa (Micropisalia) angusticollis** nov. spec.
46. **Leptusa (Oligopisalia** Scheerpeltz**) filiformis** nov. spec.

INDEX ALPHABETICUS SPECIARUM

PUBLICATIONS

DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc.	1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
	2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
	3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
	4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
	5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
	6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
	7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
	8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
	9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
	10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
	11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
	12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
	13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
	14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
	15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
	16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
	17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
	18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie — FOSSILES — 1 vol. 4° avec 117 planches Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 79 — FASCICULE 1

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 79 Fascicule 2 1972

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

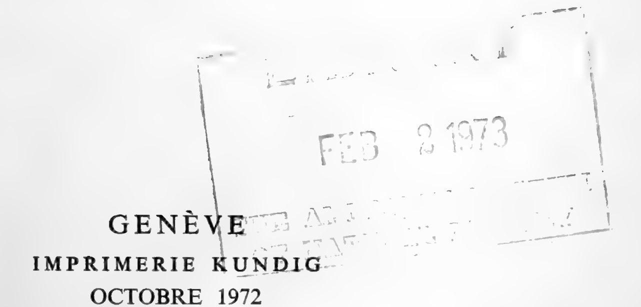
DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE



GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

OCTOBRE 1972

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 79 — FASCICULE 2

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1972:

SUISSE Fr. 225.— UNION POSTALE Fr. 230.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Tome 79, fasc. 2, nº 17: 501-566 — Septembre 1972

Zur stammesgeschichtlichen Veraenderung der *Eutheria*-Ontogenesen

Versuch einer Übersicht aufgrund vergleichend morphologischer Studien an *Marsupialia* und *Eutheria*

von

Fabiola MÜLLER

Institut für Anatomie und spezielle Embryologie Freiburg i. Ue. (Schweiz).

Mit 16 Abbildungen und 6 Tabellen

2. *TEIL*

ONTOGENESETYPUS UND CEREBRALISATION

INHALT

I. Zur Ontogenese der Hirnentwicklung

Wir haben im 1. Teil versucht, für die Gestaltentwicklung der *Eutheria* Stadien zu finden, welche von einer Grosszahl der Vertreter in gleicher Weise durchlaufen werden. Im nachfolgenden wollen wir die Ontogenese des Gehirns in Übersicht verfolgen; und da es uns vor allem um die Beziehung zum Ontogenesetypus geht, wählen wir aus einer hier nicht näher dargestellten Reihe vor allem zwei Stadien aus: das bei Lidverschluss erreichte einerseits und das bei Augenöffnen realisierte anderseits.

Ich gehe bei der Dokumentation vom eigenen Material aus und ergänze durch Angaben anderer Autoren.

Zur Hirnentwicklung stehen heute neben morphologisch orientierten vor allem physiologische und biochemische Arbeiten in reicher Breite zur Verfügung. Doch haben sie als Material begreiflicherweise leicht und rationell zu züchtende domestizierte Säuger zum Gegenstand wie *Oryctolagus cuniculus*, *Mus musculus*, *Felis domestica*, *Cavia cobaya* und *Rattus norvegicus*. Seltenere Formen und vorab ihre praenatalen Stadien sind bis heute nur äusserst fragmentarisch bekannt (*Ursidae*, *Primates* u.a.). Selbst hinsichtlich des Menschen bestehen n. Rabinowicz (1967 *a*) in der Kenntnis der Ontogenese noch grosse Lücken, die besonders die Zeit nach dem 3./4. bis zum 8.Mo betrifft. Kahle (1969) hat unterdessen den Mangel zum Teil behoben, indem er auch den 5., 6. und 7.EMo dokumentiert. Leider gibt er im Text etwas grosszügige Altersangaben. Zu den für die vorliegenden Zielsetzungen vor allem wichtigen Arbeiten gehören solche zur frühen Anlage und Differenzierung der Hemisphären und zur Frage, von welchem Keimmaterial aus welche Cortexanteile sich differenzieren. In dieser Richtung sind neben den Arbeiten von Tilney (1931, 1934) jene von Feremutsch (1952, 1962) und Laissue (1962) grundlegend. Ihre rein morphologisch erarbeiteten Befunde werden in neuerer Zeit ergänzt durch Studien von Angevine et al. (1961), Berry et al. (1961) und Langman et al. (1968), welche mit Hilfe radioaktiv markierter Zellen die Auswanderungs- und Differenzierungsprozesse von der

Matrix zur Peripherie verfolgen. Die Autoren stellen fest, dass die spät entstehenden Matrixelemente nach peripher wandern, die frühest gebildeten jedoch in Ventrikelnähe bleiben. Die Rindenplatte von *Mus musculus* z.B. wird n. ANGEVINE et al. (1961) grossteils am 14.ET deponiert, ihre periphersten Anteile folgen am 17.ET; die am 10.ET entstandenen Zellen bleiben in der Tiefe der Hemisphärenwand liegen; das am 13.ET markierte Material findet sich in ihrem mittleren Bereich (Gebiet der Zwischenzone). LANGMAN et al. (1968) bestätigen diese Befunde und geben sogar recht detaillierte Angaben zum Entstehungszeitpunkt der adult vorhandenen Cortexschichten.

Aussagen zum Hirnzustand von Säugern mit eben sich öffnenden Augen sind schwierig zu finden, weil dieses Ereignis selbst in jenen Arbeiten nicht speziell beachtet wird, welche die Reifung der Sehrinde zum Gegenstand haben!

Als Material verwende ich die gleichen Embryonen, die mir in Teil 1 zur Charakteristik der Gestaltstadien gedient haben. Leider liegen eben die selteneren Formen wie *Tupaia javanica*, *Tenrec ecaudatus*, *Sciurus vulgaris*, *Equus caballus*, *Lepus europaeus*, *Papio hamadryas* nicht optimal fixiert vor. Immerhin ist es möglich, das Lidverschluss-Stadium zu charakterisieren, da hier für eine Typisierung noch weniger der cytologische Differenzierungsgrad eine Rolle spielt als topografische Verhältnisse in der Verteilung des Anlagematerials sowie die Konfiguration des Gehirns als ganze.

Für die Situation bei Augenöffnen habe ich an eigenen Stadien *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, *Mesocricetus auratus*, *Echinops telfairi* und *Ericaneus europaeus*, also durchweg niedrig cerebralisierte Säuger.

1. *Hirnzustand bei Lidverschluss*

Zur Kennzeichnung der transitorisch durchlaufenen Ontogenese-Stadien sind Merkmale von Hirnteilen zu wählen, die in klaren Einzelschritten abgewandelt werden. Besonders gut zu erfassen sind nach eigenen Beobachtungen Entwicklungsschritte am Bulbus olfactorius, an der Retina, dem Cerebellum sowie an der Hemisphärenrinde.

Wie schon mehrfach erwähnt, ist es indessen nicht in erster Linie mein Anliegen, Einzelbeschreibungen vorzulegen, sondern aufgrund bereits vorhandener Arbeiten eine Charakteristik von Ontogenesetypen und mithin von Hirnstadien zu gewinnen. Was Einzelbefunde betrifft, kann ich infolgedessen nur in knappester Form dokumentieren und wähle dafür eine Zusammenstellung in Tabellenform. Das in den Tabellen anhand typischer histologischer Merkmale zusammengefasste erläutere ich an Beispielen verschieden hoch cerebralisierter *Eutheria*, welche ich in Zeichnungen vorlege und im folgenden kurz beschreibe. Es handelt sich bei den ausgewählten Formen um *Mus musculus* (TI 3,85), *Myotis myotis* (TI 3,48), *Microcebus murinus* (TI 10,5), *Lepus europaeus* (TI 10,4), *Felis domes-*

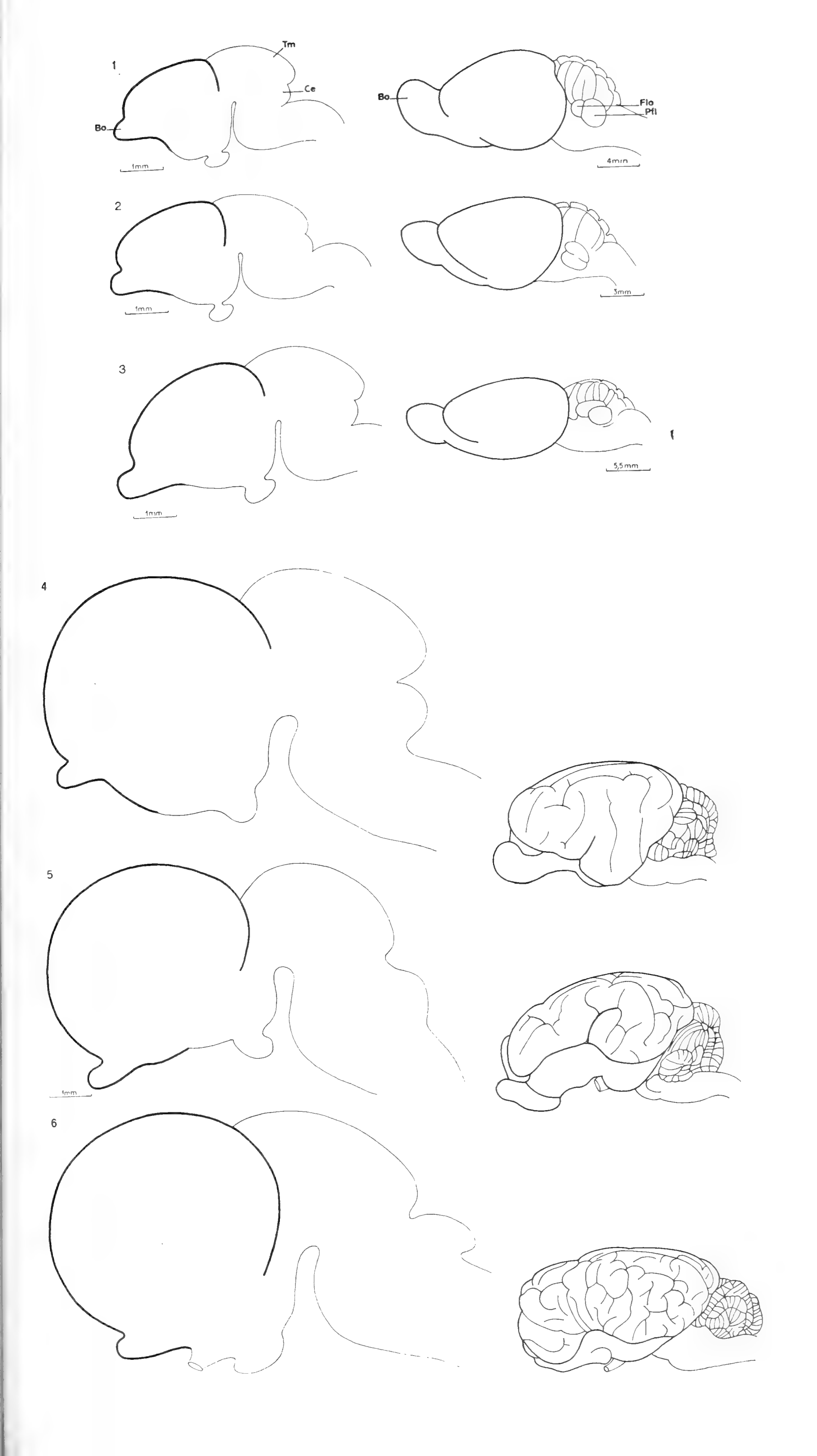
tica (TI 19,5), *Bos taurus* (*Bos zebu* TI 35,6), *Equus caballus* (TI 39,5), *Papio hamadryas* (TI 63,1) und *Homo sapiens* (TI 214). Für den Menschen stelle ich die Verhältnisse zweier Stadien dar: jene des Feten mit fast vollendeter Lidverwachsung und 33 mm SST und die eines Stadiums von 47 mm. Wir werden sehen, dass hinsichtlich der Differenzierungsprozesse vom einen zum andern Stadium fast keine Unterschiede auftreten, dass aber eine starke Massenentwicklung in den Hemisphären und im Cerebellum stattfindet und dass bezüglich der Ausdehnung der Rindenplatte erst Stadien von 47/50 mm und etwa 71 ET mit den Lidverschluss-Stadien der übrigen *Eutheria* voll übereinstimmen. Die Dokumentation geschieht deshalb anhand von Zeichnungen, weil ein Teil des Materials nicht optimal fixiert vorliegt und teilweise ausserdem wegen des Alters der Schnittserien nicht mehr jene Farbkraft aufweist, welche die Aufnahme reproduzierbarer Fotos erlaubt hätte. Die Abbildungen wurden mit dem Zeichentubus in einem für alle Fälle gleichbleibenden Masstab und mit Ölimmersion angefertigt.

a. *Zum allgemeinen Formzustand des Gehirns bei Lidverschluss*

Zur Vorstellung der äusseren Hirnform benütze ich Abbildungen von Krabbe (1942, 1947) und Hochstetter (1919) sowie anhand von Sagittalschnitten gewonnene Darstellungen eigener Stadien. Die Seitenansichten in Abbildung 1 zeigen, dass die Hemisphären bei Lidverschluss das Diencephalon von lateral überdecken; das Tectum mesencephali liegt noch frei; gegen das Mittelhirn gut abgesetzt schliesst caudal die Cerebellum-Anlage mit noch glatter Oberfläche an. Von dieser je übereinstimmenden Hirngestalt ist der Schritt zum Adulthirn umso grösser, je stärker die Massenentfaltung einer Art sein wird. Die in 1-3 dargestellten Nager verändern die in VF erreichte Grundgestalt nur noch wenig, indem die Hemisphären dorsocaudad auswachsen und dabei auch das Mesencephalon noch überdecken. Bei Formen mit grössermassigen Gehirnen (4 *Felis domestica* 19,5 TI, 5 *Sus scrofa* 22,7 TI, 6 *Equus caballus* 39,9 TI) erfährt die Hemisphäre die bekannte Umgestaltung durch Furchung und überlappt nun auch einen Teil des Kleinhirns; bei höheren Primaten schliesslich wird das Cerebellum durch die Hemisphären dorsal vollständig überwachsen. Der Sagittalschnitt durch das Hirn von *Homo sapiens* bei Lidverschluss (Abb. 2/2) zeigt, dass

Abb. 1.

Hirngestalt der Lidverschluss-Stadien im Vergleich mit dem Adulthirn
1 *Mesocricetus auratus*, 2 *Mus musculus*, 3 *Rattus norvegicus* nach Sagittalschnitten, 4 *Felis domestica* n. Martin (1895), 5 *Sus scrofa* n. Heuser (1913), 6 *Equus caballus* n. Krabbe (1947). Adulthirne n. Brauer et al. (1970). Bo Bulbus olfactorius, Ce Cerebellum-Anlage, Pfl Paraflocculus, Tm Tectum mesencephali.


1
Tm
Ce
Bo
1mm
Bo
Flo
Pfl
4mm
2
1mm
3mm
3
1mm
5,5mm
4
5
1mm
6

auch hier die Kleinhirnanlage vorhanden ist. Sie besteht jedoch noch aus getrennte[n] Wülsten, deren Verschmelzung zur einheitlichen Platte n. MENKE (1949) be[i]

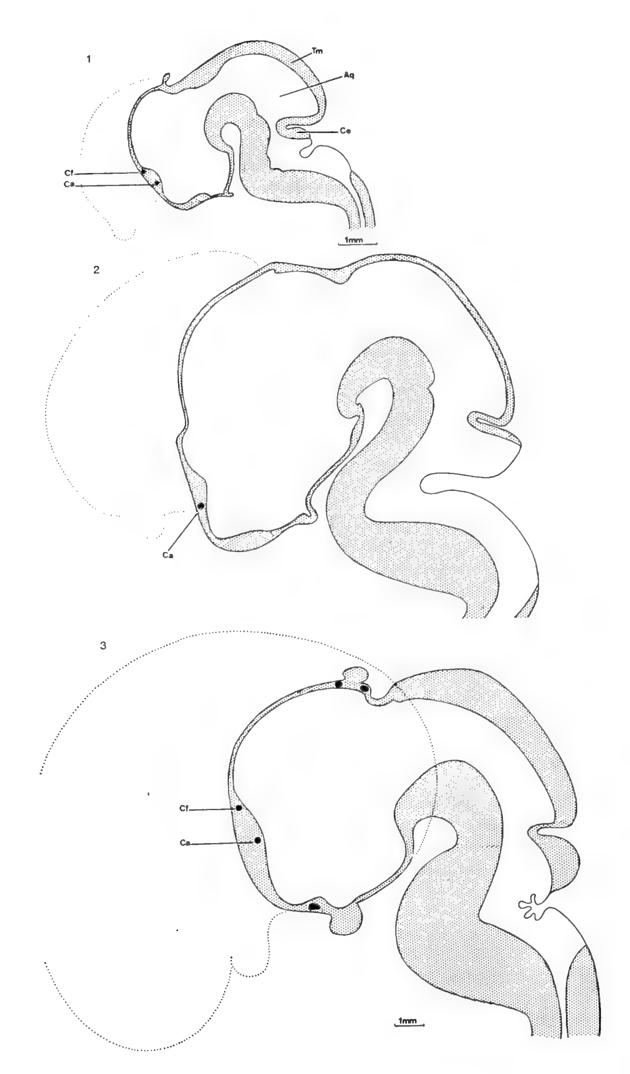


ABB. 2.

Sagittalschnitte von Hirnen der Lidverschluss-Stadien
1 *Oryctolagus cuniculus* 27 mm n. GROENBERG (1906), 2 *Homo sapiens* 27 mm n. HOCHSTETTER (1929), 3 *Homo sapiens* ~50 mm n. HOCHSTETTER (1929) und HINES (1922, Stadium 43 mm).
Aq Aquaeductus cerebri, Ca Commissura anterior, Cf Commisura fornicis.

Stadien von 37 mm einsetzt. Das menschliche Kleinhirn ist jenem der Lidverschluss-Stadien vergleichbar, wenn die Feten SST-Längen von 45 mm (LARSELL, 1947) und 50 mm erreicht haben (Abb. 2,3 n. HINES, 1922; HOCHSTETTER, 1929).

Abbildung 2 lässt an weiteren typischen Merkmalen erkennen: einen noch sehr weiten Aquaeductus cerebri, das Vorhandensein der Commissura anterior und einer C. fornicis. sowie das Fehlen der Corpus callosum-Anlage. GRÖNBERG (1901) gibt für *Erinaceus europaeus* und *Oryctolagus cuniculus* (Abb. 2/1) zwar an, es handle sich bei den dorsalen Kommissurenfasern um die gemeinsame Anlage von Fornixquerverbindungen und Corpus callosum; das Studium der Schnitte einer entsprechenden Serie von *Erinaceus* (Abb. 4/8) zeigt jedoch, dass lediglich die Anlage der Fornix-Kommissur vorhanden ist; in den meisten von mir geprüften Fällen treten die Fasern des Corpus callosum erst kurz nach Lidverschluss auf. Bei rasch sich differenzierenden Formen wie *Rattus* und *Acomys* und eventuell *Oryctolagus cuniculus* ist ein gleichzeitiges Auftreten beider Anlagen natürlich eher anzutreffen als bei absolut gerechnet langsam sich entwickelnden. Bei *Equus caballus* mit 62 und *Bos taurus* mit 56 ET bis VF gegenüber nur 17½ ET bei *Rattus norvegicus* ist das besonders deutlich. Die Abbildungen der Querschnitte durch die Kommissurenplatte lassen erkennen, dass auch bei *Lepus europaeus* (Abb. 4,5) und *Myotis myotis* (Abb. 4,4) die bei Lidverschluss vorhandenen dorsalen Querverbindungen wie bei *Erinaceus europaeus* aus dem Hippocampus-Gebiet stammen, während in Abb. 4/1 bei *Rattus* neben Fornix- auch schon querlaufende Fasern aus neocorticalen Bereichen zu sehen sind, bei welchen es sich also um Corpus callosum-Fasern handelt. Für *Homo sapiens* erwähnt HOCHSTETTER (1929), es sei nicht möglich, bei ihrem ersten Erscheinen Fornix- und Corpus callosum-Anteile zu sondern. Er beschriftet im Sagittalschnitt eines 54 mm SST langen Feten die erste Kommissurenanlage im Dorsalbereich als Balkenanlage. Ich konnte in Stadium 47 mm SST zwar Fornixfasern, jedoch noch keine Querverbindungen festellen. KAHLE (1969) bringt bezüglich des frühesten Auftretens der beiden Kommissuren keine neuen Befunde, sondern zitiert HOCHSTETTER.

Die oben erwähnten Querschnitte lassen ausser den Kommissuren die noch relativ weiten Seitenventrikel erkennen.

b. *Ausdehnung der Rindenplatten bei Lidverschluss*

Unter Rindenplatte versteht FEREMUTSCH (1962) eine streifenförmige Ansammlung von Zellen, die aus der Matrix ausgewandert sind und knapp unterhalb des Randschleiers liegen. Sie entwickelt sich im dorsolateralen und medialen Bereich der frühen Hemisphärenanlage; der mit Rindenplatte ausgestattete Abschnitt differenziert sich zu Archi-und Neopallium, wobei bereits früh aufgrund cytologischer Differenzierungsunterschiede n. FEREMUTSCH (1952) und LAISSUE (1963) die prospektive Bedeutung der Plattenanteile erkannt werden kann. Der ventrale Hemisphärenabschnitt unterscheidet sich vom dorsalen durch das Fehlen einer Rindenplatte; prospektiv stellt er Palaeopallium dar.

Abbildung 3 stellt uns die verschiedenen n. LAISSUE (1963) benannten Ab-

schnitte der Rindenplatte im einzelnen vor. Der laterale (L) ist ihr zuerst entstehender Anteil; er besetzt fast die ganze seitliche Hemisphärenwand. An seine ventrale Fortsetzung (LB, laterobasale Platte) schliesst ventrikelwärts eine lockere Zellzone an, n. LAISSUE Anlage des Claustrum, n. KAHLE (1969) beim Menschen Ausgangsmaterial der Inselrinde. Die laterale Platte hingegen ist scharf gegen die Zwischenschicht abgesetzt. Ihre Elemente sind dicht gelagert, besitzen relativ grosse Kerne und gut sichtbare Kernmembranen; die des latero-

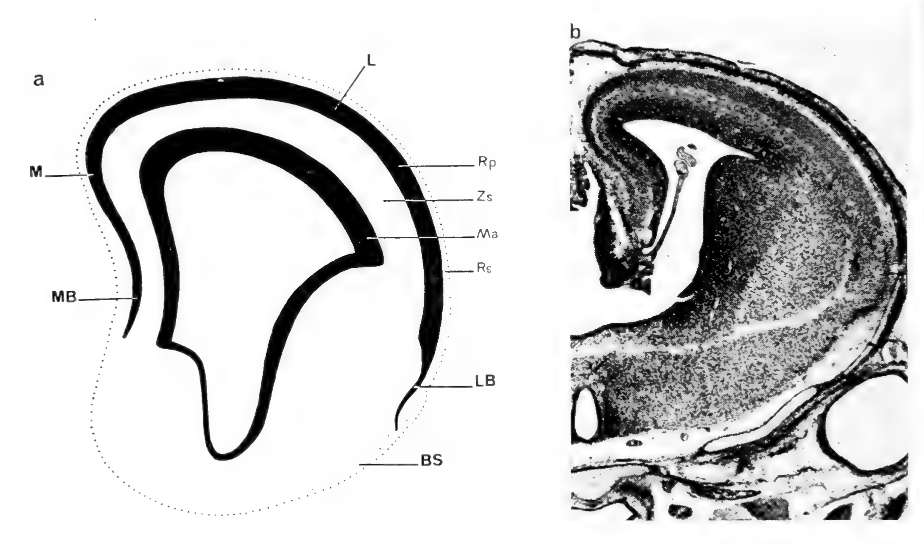


ABB. 3.

Ausdehnung der Rindenplatten bei Lidverschluss a Schema für ein Gebiet rostral der Kommissurenplatte, b Schnitt durch die Commissura anterior von *Mus musculus* 14½ ET.
L laterale, LB laterobasale, M mediale, MB mediobasale, Rp Rindenplatte, BS basaler Streifen Ma Matrix, Zs Zwischenschicht, Rs Randschleier.

basalen Abschnittes zeigen gleiche Charakteristika, dicht unter dem Randschleier können vereinzelte grosse Kerne vom Typus der medialen Plattenelemente festgestellt werden. Die Platte M besetzt den mittleren Wandabschnitt der Hemisphären, sie steht mit Platte L in kontinuierlichem Zusammenhang. Mediobasal (MB) geht sie in einen Anteil über, der sich durch Auflockerung des Zellmaterials etwas abhebt. Es sind hier bereits gut entwickelte Zelleiber in Form von Plasmazipfeln entstanden; die Kerne sind gross, hell und scharf begrenzt, sie enthalten mehrere Nucleoli. LAISSUE (1963) gründet diese Typisierung der Rindenplatten-Abschnitte auf umfassende Kernmessungen.

Im rindenplattenfreien Abschnitt der Hemisphären bildet sich als sogenannter basaler Streifen (BS) eine Verdichtung, welche etwa gleichzeitig mit der Rindenplatte auftritt, in unmittelbarer Fortsetzung zur laterobasalen Platte steht und Anlagematerial des Tuberculum olfactorium darstellt.

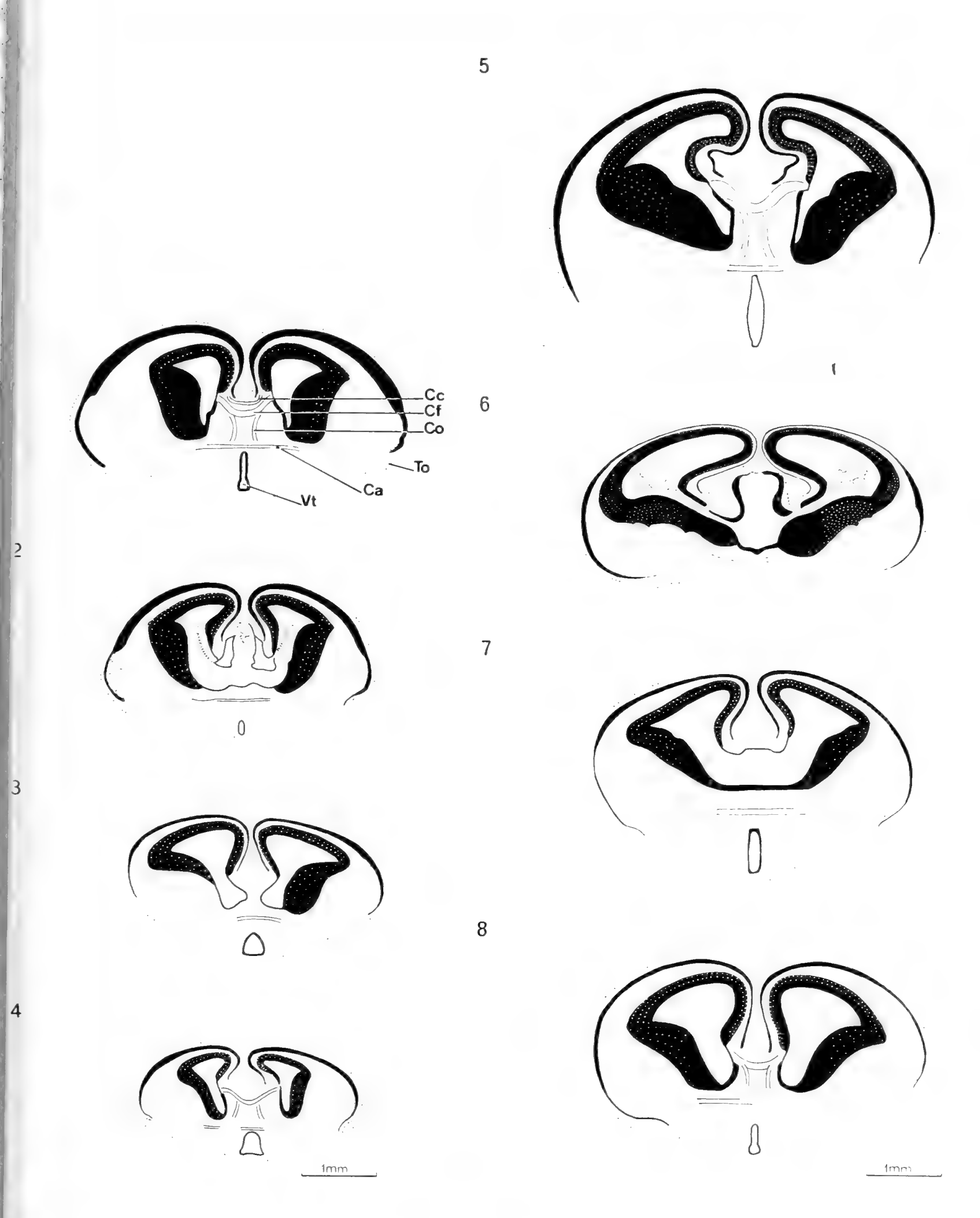
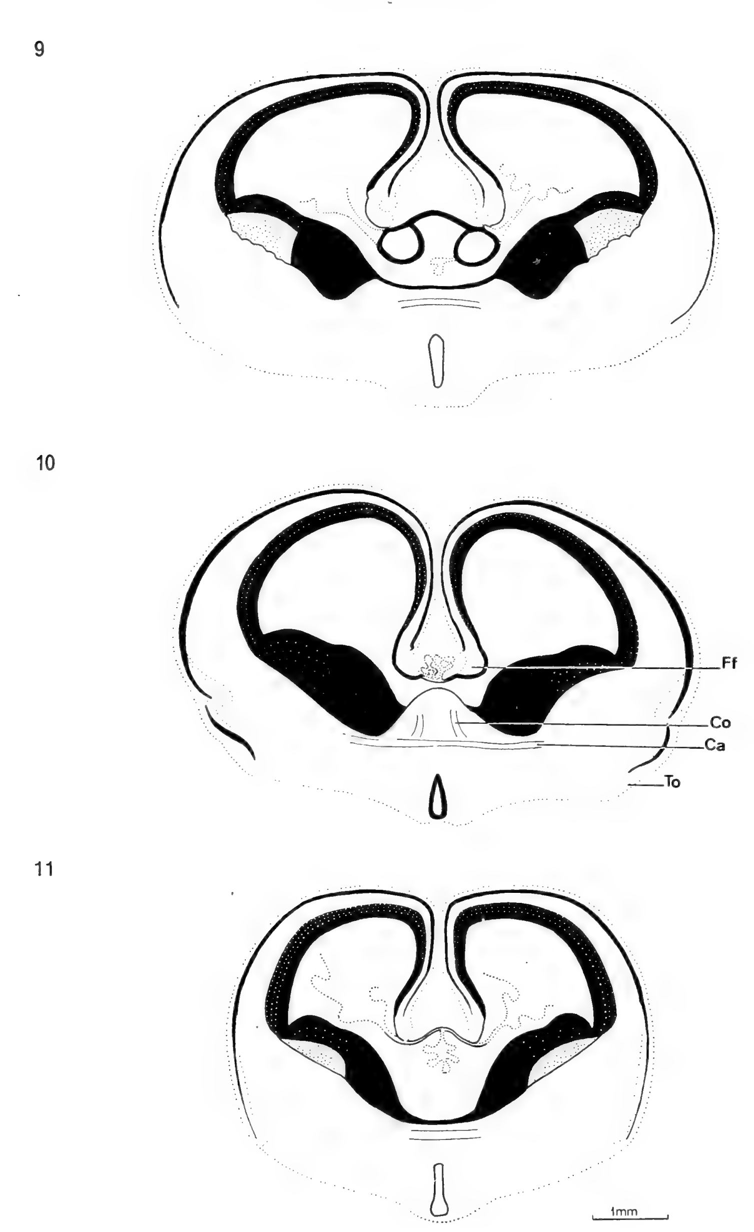


Abb. 4.

Schnitte durch die Kommissurenplatte
1 *Rattus norvegicus*, 2 *Mus musculus*, 3 *Mesocricetus auratus*, 4 *Myotis myotis*, 5 *Lepus europaeus*, 6 *Microcebus murinus*, 7 *Tupaia javanica*, 8 *Erinaceus europaeus*, 9 *Equus caballus*, 10 *Felis do mestica*, 11 *Bos taurus*, alle Schnitte in gleicher Vergrösserung dargestellt.
Ca Commissura anterior, Cc Corpus callosum, Cf Commissura fornicis, Co Columna fornicis, Ff Fornixfasern, To Tractus olfactorius lateralis, Vt dritter Ventrikel



Das Studium des eigenen Materials zeigt, dass L schon einige Zeit vor Lidverschluss sichtbar wird, ihre Fortsetzung nach medial und mediobasal bildet sich erst unmittelbar bei Lidverwachsung aus. Bei unsern in Tabelle 1 dokumentierten Feten fehlt eben dieser mediobasale Abschnitt bei *Mesocricetus auratus*, *Papio hamadryas* und *Homo sapiens* von 33 mm. Erst bei menschlichen

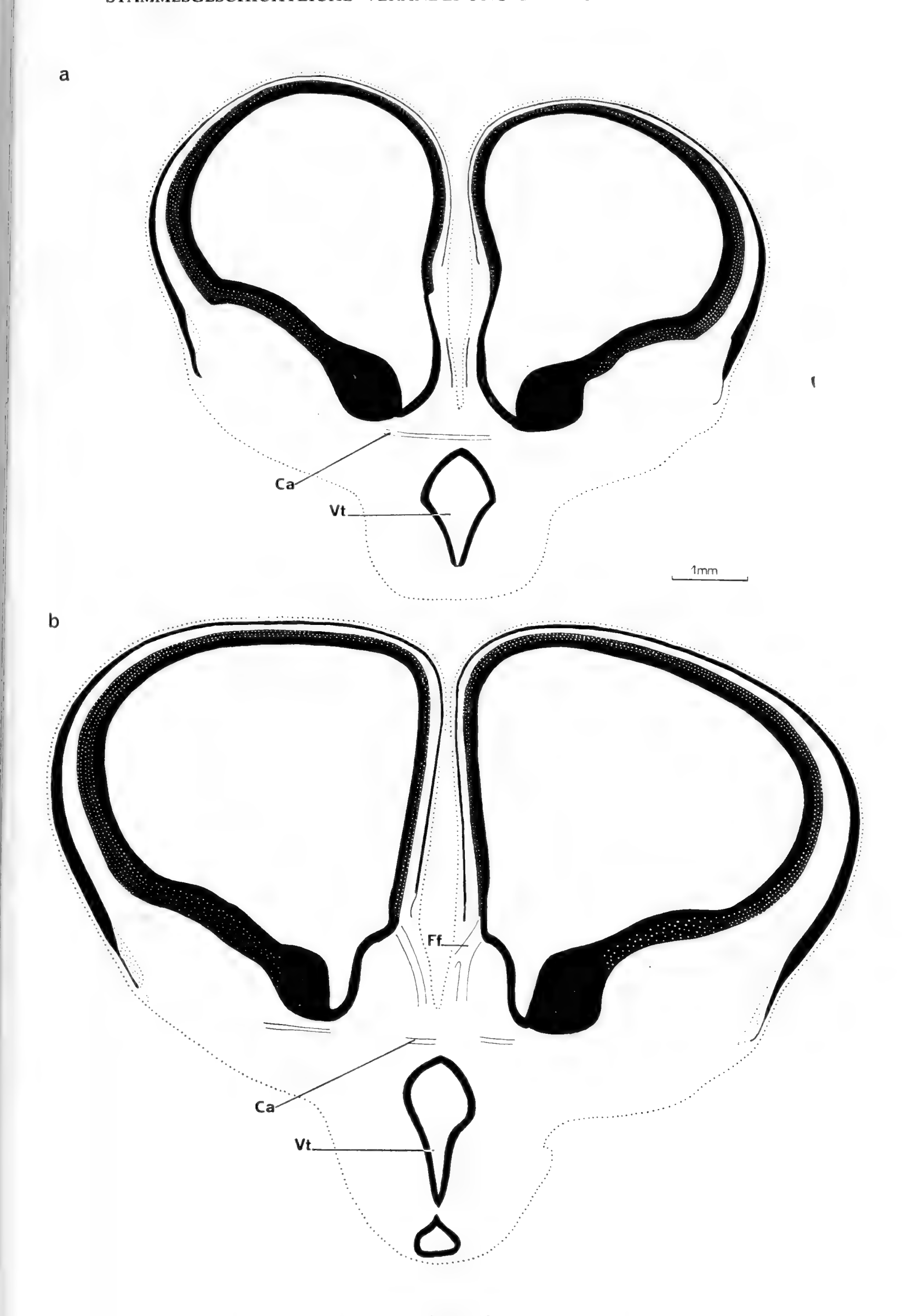


ABB. 5.

Schnitte durch die Commissura anterior a *Homo sapiens* von 35 mm SST, b von 47 mm SST

Stadien von 47 und 50 mm (Abb. 5 *b*) ist die Rindenplatte voll ausgebildet. Die Abbildungen 4 und 5 sind absichtlich in je übereinstimmendem Masstab gezeichnet, damit der bereits in VF vorhandene Unterschied der Massenentwicklung für verschieden hoch cerebralisierte Formen sichtbar wird. Beachtenswert scheint dabei vor allem der Umstand, den wir in Teil 1 zur Grösse der Lidverschluss-Stadien erwähnt haben: adult recht verschieden hohe TI aufweisende Individuen zeigen bei Lidverschluss noch übereinstimmende SST-Längen: zum Beispiel *Putorius putorius* mit 38 mm SST (KRABBE, 1947) und TI 13,2, *Felis domestica* mit 42 mm bei VF und Adult-TI von 19,5, *Canis familiaris* mit 39 mm und TI um 25 sowie *Ursus arctos* mit etwas mehr als 35 mm und TI 38,9. *Papio hamadryas* mit Lidverschluss bei 33 mm und einem TI von 63,1 hat übereinstimmende Länge mit *Nycticebus coucang* (29 mm; TI von *N. tardigradus* 20,9) und mit *Oryctolagus cuniculus* (28 mm SST, TI 9,77).

c. *Differenzierungszustand einzelner Hirnteile*
Bulbus olfactorius

Die in früheren Stadien aus Matrix und Mantelzone bestehende Anlage des Bulbus olfactorius hat bei Lidverschluss (Abb. 6a) peripher eine Faserschicht ausgebildet; deren Zellelemente mit tangential liegenden Kernen und in gleicher Richtung verlaufenden Plasmafortsätzen sind dicht und chromatinreich. Innerhalb der Faserschicht hat sich eine im mikroskopischen Übersichtsbild sofort auffallende helle Zone von Zellen differenziert, die bereits einen Plasmaleib besitzen und die Anlage der Pyramidalis interna darstellen. Die dieser Schicht benachbarten Zellen sind leicht grösser als die Faserschicht-Elemente einerseits und die Zellen der Zwischenschicht anderseits. Vom Menschen abgesehen, findet sich die erwähnte Differenzierung bei allen in unsern Vergleich einbezogenen Beispielen; es ist allerdings bei *Microcebus murinus* die Anlage der Pyramidalis interna erst anfangs in einem medialen Bereich vorhanden, breitet sich aber später an der ganzen Bulbus-Oberfläche aus. Auch bei *Papio hamadryas* findet sich die Anlage der inneren Pyramidenschicht nicht an der gesamten Peripherie. Während also trotz dieser Besonderheiten der Bulbus olfactorius der in den Vergleich einbezogenen Lidverschluss-Stadien eine Pyramidalis interna aufweist, ist bei *Homo sapiens* diese Schicht stark in Rückstand (Abb. 7*b*). Es haben sich hier peripher der Mantelschicht lediglich etwas hellere n. HUMPHREY (1940) auch deutlich grössere Zellen gebildet, die zum Teil mit Plasmafortsätzen ausgestattet sind. Möglicherweise steht dieser Unterschied zu den übrigen *Eutheria* mit der Rückbildung des Bulbus olfactorius beim Menschen in Zusammenhang. Der Rückstand wird in der nun folgenden Entwicklungsphase scheinbar wieder aufgeholt, wird doch mit 100 mm n. HUMPHREY (1940) eine Bulbus-Anlage realisiert, wie sie vergleichbaren *Eutheria*-Stadien eigen ist.

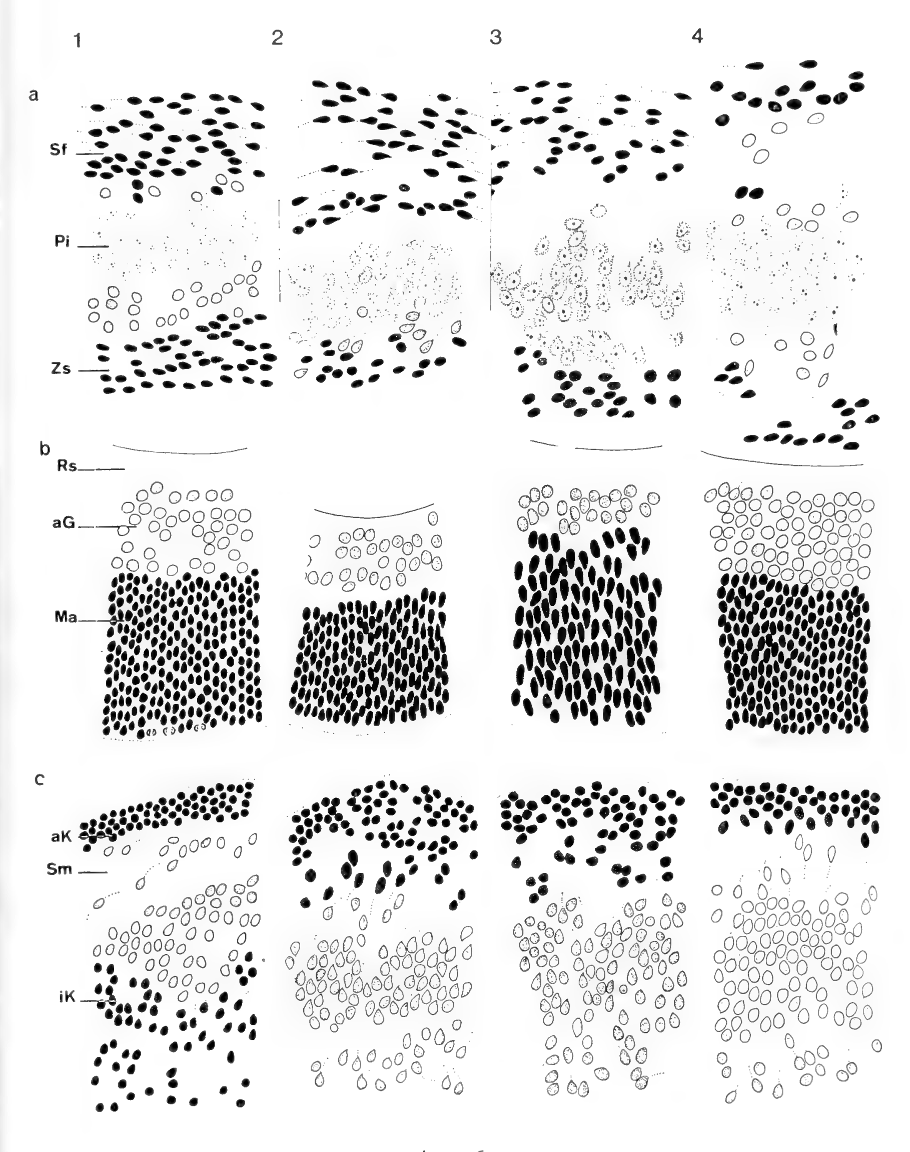
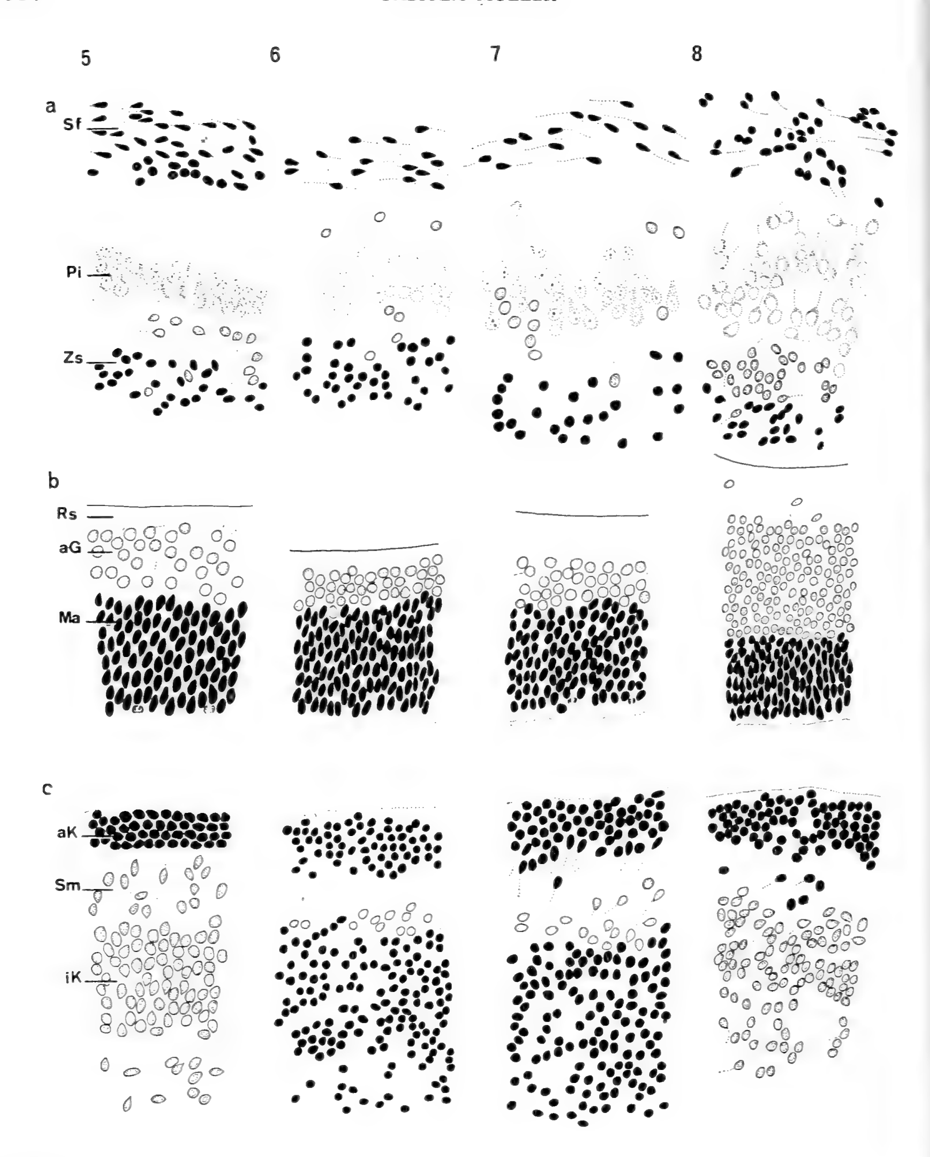


ABB. 6.

Differenzierungszustand des Bulbus olfactorius (a), der Retina (b) und des Cerebellum (c) bei Lidverschluss
1 *Mus musculus*, 2 *Myotis myotis*, 3 *Microcebus murinus*, 4 *Lepus europaeus*, 5 *Felis domestica*, 6 *Bos taurus*, 7 *Equus caballus*, 8 *Papio hamadryas*.
aG Anlagematerial der künftigen Ganglienzellschicht, aK äussere Körnerschicht, iK innere Körnerschicht, Ma Matrix, Pi Anlage des Stratum pyramidale internum, Rs Randschleier, Sf Stratum fibrorum, Sm Stratum moleculare, Zs Zwischenschicht



Retina

Nach BADTKE (1952) verläuft die Entwicklung der Retina (*Homo sapiens*) nicht gleichmässig, sondern zeigt ein Wachstums- und Differenzierungszentrum, das temporal vom hinteren Pol des Augenbechers liegt. Von hier aus geschieht ein Fortschreiten der Prozesse nach peripher. Die in Abbildung 6*b* gezeichneten Retina-Ausschnitte stellen zentral gelegene Partien dar.

Die der Glaskörper-Anlage zugewendete kernlose Zone wird wie in den Hemisphären als Randschleier bezeichnet. Sie entwickelt sich später zur Faser-

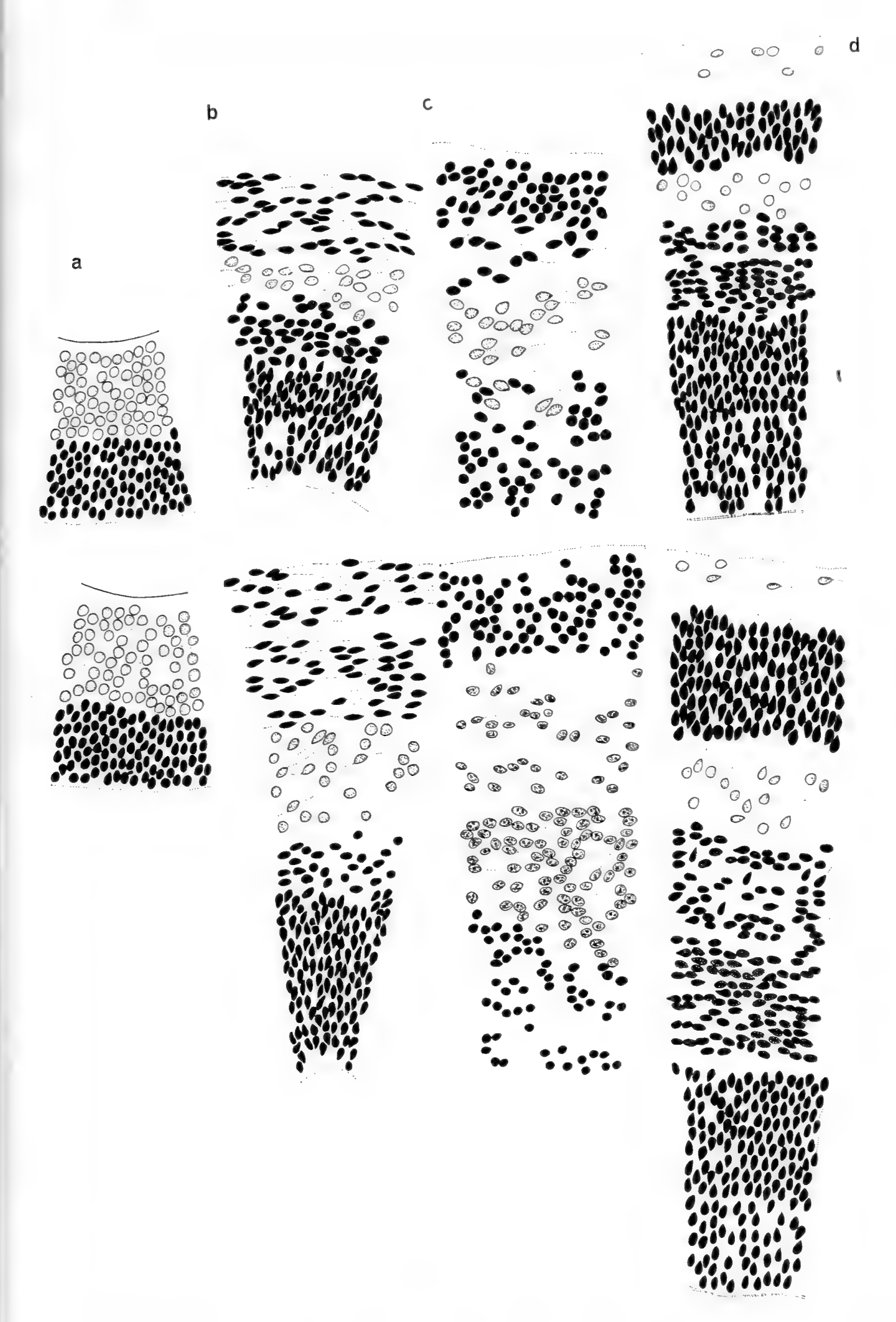


ABB. 7.

ifferenzierungszustand der Hirnabschnitte bei *Homo sapiens* eines Feten von 33 mm SST obere, eines Stadiums von 47 mm SST untere Reihe.
a Retina, b Bulbus olfactorius, c Cerebellumanlage, d Neocortex-Anlage

schicht mit den Zellfortsätzen der Ganglionaris-Elemente. Der übrige Anteil de Netzhautanlage gliedert sich in zwei auch färberisch klar herausgehobene Zonen in die dunkle periphere aus ovalen, kompakten und in Säulen aufgereihten Zellen bestehende, an denen zum Teil feine Plasmafortsätze festzustellen sind und zwischen Randschleier und der eben beschriebenen Matrix liegend, in das Materia der praesumptiven Ganglienzellschicht: kugelige und hellere Elemente, auch si zum Teil mit Plasmafortsätzen ausgestattet. *Homo sapiens* (Abb. 7*a*) weist diese selbe Differenzierung bei Lidverschluss mit 33 mm SST auch auf. Der Fetus von 47 mm zeigt Fortschritte insofern, als die praesumptiven Ganglienzellen Plasma-fortsätze auszubilden beginnen. (DEJEAN et al. (1958) geben ihr Auftreten schon bei Stadien von 25 mm SST an). Der nach Lidverschluss sich ereignende Differenzierungsschritt wird in der Bildung der Plexiformis interna bestehen.

Cerebellum

Das Kleinhirn gehört mit Bulbus olfactorius und Retina zu jenen Hirnteilen, die eine rasche und gut sichtbare Veränderung der Strukturen aufweisen. Bei Lidverschluss findet sich an der Oberfläche der Cerebellum-Anlage anstelle des in jüngeren Stadien vorhandenen zellfreien Randschleiers die Granularis externa (couche foetale n. LEGRAND et al. 1961). Sie wird unterlagert von einer hellen Zone, die bei Lupenvergrösserung noch deutlicher zutage tritt als in unsern mit Immersion ausgeführten Zeichnungen (Abb. 6 *c*): es handelt sich um das künftige Stratum moleculare. Mit Fortsätzen versehene spindelartige Zellen wandern von peripher zur spätern Purkinjeschicht. Schon auf diesem Stadium hebt sich diese durch etwas grössere und aufgelockerte Zellelemente von der übrigen inneren Körnerschicht ab, die ihrerseits in die nicht mitgezeichnete Matrix übergeht. Von *Papio hamadryas* abgesehen, wurde bei allen dargestellten Vertretern ein lateraler Ausschnitt abgebildet. Bei *Homo sapiens* und vermutlich auch bei andern höheren Primaten ist n. JAKOB (1928) ein Reifungsgradient zwischen Vermis (besonders Lobus anterior) und Flocculus einerseits und den Hemisphären anderseits vorhanden, der sich in der Differenzierung der Zellen, in der Myelinierung der Fasern, in der Rückbildung der embryonalen Körnerschicht sowie im Auftreten der Oberflächenfurchen ausdrückt, wobei die Hemisphären sich im Rückstand befinden. Die sehr differenzierten Angaben bei JAKOB (1928) sollen hier dahingehend aus-

---

ABB. 8.

Ausschnitt aus dem Neocortex-Anlagegebiet verschiedener *Eutheria*-Lidverschluss-Stadien
1 *Mus musculus*, 2 *Myotis myotis*, 3 *Microcebus murinus*, 4 *Lepus europaeus*, 5 *Felis domestica*, 6 *Bos taurus*, 7 *Equus caballus*, 8 *Papio hamadryas*.
Ma Matrix, Rp Rindenplatte, Rs Randschleier, Zs Zwischenschicht

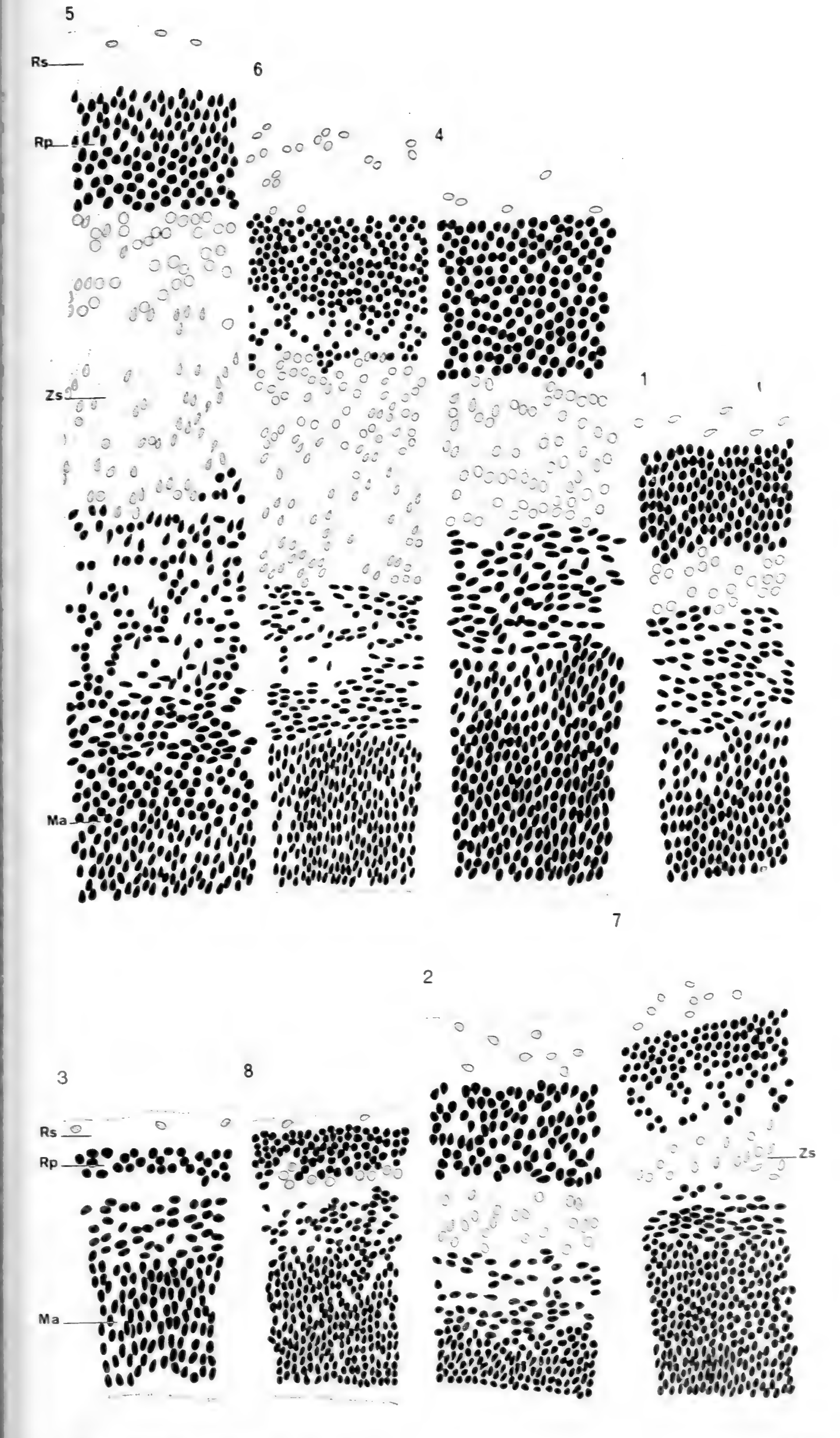

5
Rs
Rp
6
4
1
Zs
Ma
7
2
3
8
Rs
Rp
Zs
Ma

TABELLE 1

Gehirnmerkmale bei Lidverschluss

Alle hier angeführten Feten sind frühe Lidverschluss-Stadien mit Ausnahme von *Ursus arctos* 35 mm n
nicht völlig und von *Homo sapiens* 47,50 mm SST mit seit einiger Zeit verschlossenen Augen.

	Tenrec ecaudatus 22,5 mm	23 mm FRIANT (1947)	*Talpa europaea* 22 mm	20 mm KRABBE (1942)	*Erinaceus europaeus* 23 mm	20 mm GROENBERG (1902)	*Mus musculus* 15 mm	15 mm FEREMUTSCH (1952)	*Mesocricetus auratus* 15/16 m	*Rattus norvegicus* 20/21 mm	*Sciurus vulgaris* 23 mm	*Oryctolagus cuniculus* ≤27 mm GROENBERG (1906) BECK (1940)	
Retina mit innerem Randschleier	+				+		+		+	+	+		
übrige Retina zweischichtig	+				+		+		—	+	+		
Mitosen noch zahlreich ++ nur noch vereinzelt +	+				++		++		++	++			
Bulbus olfactorius mit Faserschicht	+		+		+		+	+	+	+			
Anlage der Pyramidalis interna	+		+		+		+	+	+	+			
Kommissuren: Commissura anterior	+	+	+		+	+	+		+	+			
Commissura hippocampi	+	+	+		+	+	+		—	+			
Corpus callosum-Fasern noch nicht vorhanden	—	—	+		+	—	+		+	—			
Rindenplatte des Neopallium (L) vollständig	+		+		+		+	+	+	+	+	+ R	
laterobasale Platte vorhanden (LB)	+		+		+		+	+	+	+	+	+ R	
mediobasale Rindenplatte (MB) vorhanden	+		+		+		+	+	unvollständig	+	+	+ R	
Verdichtung im *Palaeocortex* (BS)	+		—		+		+	+	+	+			+
Cerebellum dreischichtig	+				+		+		+	+			+
Oberfläche glatt, höchstens m. Fiss. posterolat.				+		+	+		+	+		+ G	+

+			+	+	+	+	+	+						*Dasypus hybridus* 24 mm FERNANDEZ (1915)
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	*Felis domestica* 42 mm
			+	+	+	+	+	+						40 mm TILNEY (1931)
+						?	+	+						38 mm MARTIN (1895)
			+		+				+	+			+	*Ursus arctos* 1 > 35 mm SCHULTZE (1914)
					+	+								*Sus scrofa* 83 mm TILNEY (1938)
+														45 mm HEUSER (1913)
							+	+	+	+			+	*Ovis aries* 82 mm
														12 g 48 ET ASTRÖM (1967)
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	*Bos taurus* 61 mm
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	*Equus caballus* 72 mm
+												+	+	*Balaenoptera physalus* 90 mm Gesamtlänge
				+	+	+	—	+						*Megaptera boos* 80 mm 2 Gesamtlänge RIESE (1928)
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		3	+	*Tupaia javanica* 24 mm
	+	+	+	+	+	+	—	+	+ [4]	+	+	+	+	*Microcebus murinus* 15,5 mm
	—	—	—	+	+	+	—	+	+ [5]	+		+	+	*Papio hamadryas* 33 mm
— [6]		—	—	—	+	+	—	+	—	+	+	+	+	*Homo sapiens* 33 mm
— [6]		—	—	+	—	—	—							47 mm
		+	L + [7]	+	+									50 mm KAHLE (1969), LAISSUE (1962)

Anmerkungen zu Tab. 1

1 Das von Schultze (1914) beschriebene Stadium von *Ursus arctos* hat mit 35 oder leicht mehr mm SST noch keine vollständig verwachsenen Lider und in den Gestaltmerkmalen die die übrigen Lidverschluss-Feten kennzeichnenden Merkmale noch nicht vollständig ausgebildet.
2 Nach Riese (1928) ist der Hirnzustand jenem eines menschlichen Feten von 46,5 mm SST n. Hochstetter (1918) vergleichbar; infolgedessen müssen die Charakteristika von VF voll vorhanden sein. Das Cerebellum hat noch kein Stratum granulosum internum ausgebildet.
3 Retina mit beginnender 3-Schichtung.
4 Pyramidalis interna noch nicht an der ganzen Oberfläche vorhanden.
5 Pyramidalis interna-Anlage noch nicht an der gesamten Peripherie ausgebildet. Die mediobasale Rindenplatte ist noch nicht vollständig.
6 Gemäss Sagittalschnitten i. Hochstetter (1919) und Larsell (1935).
7 Nach Kahle (1969) erst bei Stadium von 58 mm SST.

gewertet werden, dass wir für Vergleiche beim Menschen den Ausbildungsgrad der phylogenetisch alten medialen Cerebellum-Regionen benützen.

Im 33 mm-Stadium von *Homo sapiens* (Abb. 7 *c*) ist medial und lateral eine Strukturierung vorhanden, die beim Feten von 47 mm noch nicht überschritten wird: das Stratum granulare externum ist angelegt, die künftige Molecularis ist etwas zellärmer und enthält, wie die zentral von ihr liegende innere Körnerschicht mit Plasmafortsätzen ausgestattete Elemente, die sich auch durch ihre Grösse von den übrigen Zellen abheben. Der Differenzierungsgrad entspricht jenem der übrigen *Eutheria.*

Hemisphärenwand

Aus der Rindenplatte differenziert sich im Bereich des Isocortex (Abb. 3 *L*) n. Feremutsch (1962), Economo et al. (1925; zit. n. Kahle, 1969) und Aström (1961) die ganze sechsschichtige Rinde; n. Kahle (1969), Filimonoff (1929) sowie Jakob (1936; zit. n. Kahle, 1969) liefert sie lediglich die Schichten 2, 3, 4; Schicht 6 hingegen entsteht aus ventrikelnahe gebliebenem Material des Keimlagers, das sich in den Stadien nach Lidverschluss bemerkbar macht. Es unterlagert die Rindenplatte als lockerer Zellstreifen, bleibt von ihr jedoch durch eine helle, zellarme Zone getrennt. Kahle (1969) bezeichnet den Streifen als Schicht z und gibt sein Auftreten beim Menschen für Stadien von 120 mm SST an. Nach eigenen Feststellungen dürfte das Material der tertiary lamination n. Tilney (1934) dieser Schicht z entsprechen. Sie ist bei *Rattus* bei geburtsreifen Feten von 35/44 mm SST in Ausbildung und liefert die Schichten 5 und 6 der definitiven Rinde. Ich erwähne diese Zusammenhänge, weil wir bei der nun folgenden Beschreibung der Hemisphärenwand zentral der Rindenplatte bereits Zellen antreffen werden, die sich in Grösse und Gestalt von den Plattenelementen abheben.

Die Zeichnungen in Abbildung 8 stellen Ausschnitte der dorsolateralen Region der in Abbildung 4 dargestellten Schnitte durch die Kommissurenplatte dar. Ventrikelwärts findet sich eine mächtige Matrix mit chromatinreichen Zellen, die im zentralsten Bereich dichtgepackt und säulenartig, peripher etwas lockerer liegen und hier zum Teil kugelähnliche Gestalt aufweisen (5, 2, 7). Auf die Keimschicht folgt eine Lage mit tangential angeordneten und leicht helleren Zellen: sie liegen in einem dichten Filz gleichfalls tangential verlaufender Fasern: es handelt sich um die mantle layer n. TILNEY. Sie enthält ausserdem eine Anzahl radial eingestellter spindelartiger und mit Plasmafortsätzen ausgestatteter Elemente (besonders deutlich in 5, 6). Auf diese noch relativ dichte und auch in der Übersicht dunkel erscheinende Lage (in Abb. 4 weiss punktiert von der Matrix abgehoben) folgt eine sehr lockere mit vorwiegend radiär liegenden Zellen; rindenplattenwärts sind die obenerwähnten kugelförmigen und etwas helleren Elemente vorhanden (1, 2, 4, 5, 6); möglicherweise befinden wir uns in dieser Zwischenschicht genannten Lage (intermediate layer) im Bereich der frühest in die Peripherie ausgewanderten Zellen, die ANGEVINE (1968) erwähnt. Die verschiedene Dicke der Schicht dürfte in Zusammenhang mit der je verschiedenen Massenentwicklung zu sehen sein. Die Rindenplatte setzt sich aus kugeligen und meist mit Plasmafortsätzen ausgestatteten Zellen zusammen.

Bei *Homo sapiens* (Abb. 7 *d*) lässt sich für beide Stadien ein ähnlicher Differenzierungszustand feststellen. Zwischen dem 33 und dem 47 mm langen Feten liegen etwa 14 Tage Entwicklungszeit.

Zusammenfassung der Befunde

Bei Lidverschluss der *Eutheria* liegt ein sehr ähnlicher Hirnzustand vor auch bei Fällen, die wie *Bos taurus* oder *Equus caballus* zu dieser Zeit eine andere Gestaltorganisation aufweisen als die Grosszahl der VF-Stadien. *Homo sapiens* erreicht eine vergleichbare Hirndifferenzierung erst etwa 14 Tage nach Lidverschluss in Stadien von 47/50 mm SST.

2. *Hirnzustand bei Augenöffnen*

a. *Differenzierung einzelner Hirnteile*

Zur Dokumentation des bei Augenöffnen vorliegenden Entwicklungszustandes habe ich an eigenem Material lediglich niedrig cerebralisierte *Eutheria*-Stadien zur Verfügung. Es handelt sich um *Acomys cahirinus*, der eben bei oder kurz nach Geburt völlig gelöste Lider aufweist und sich gleichzeitig als ausgesprochener Nestflüchter aufführt, sodass die bei ihm gefundene Differenzierung und die ihr entsprechende anderer gleichhoch cerebralisierter Vertreter als für Nestflüchterverhalten ausreichend bezeichnet werden kann. Ich stelle *Acomys cahirinus* vergleichend zur Seite *Mesocricetus auratus* von 12 PN, *Erinaceus*

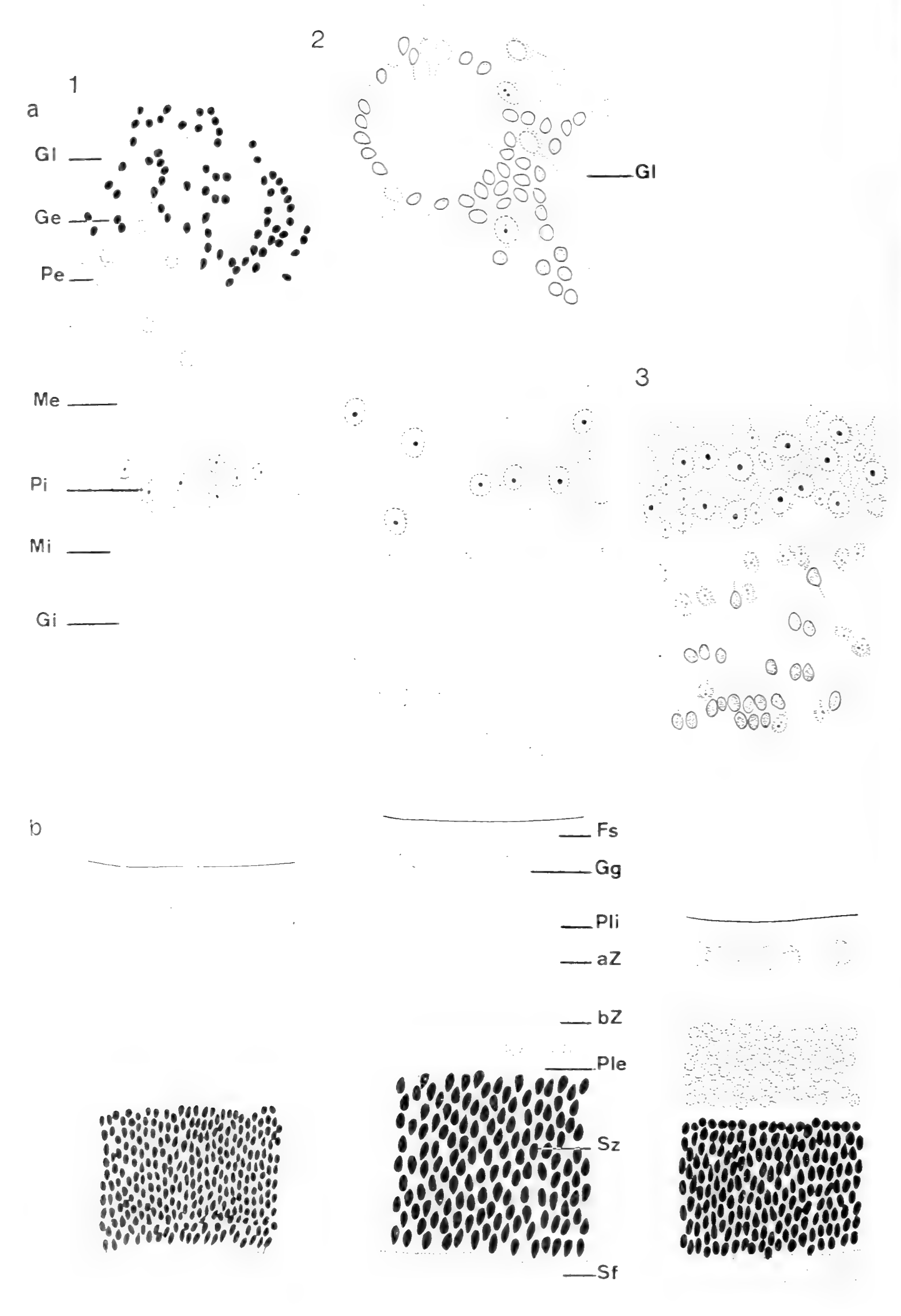
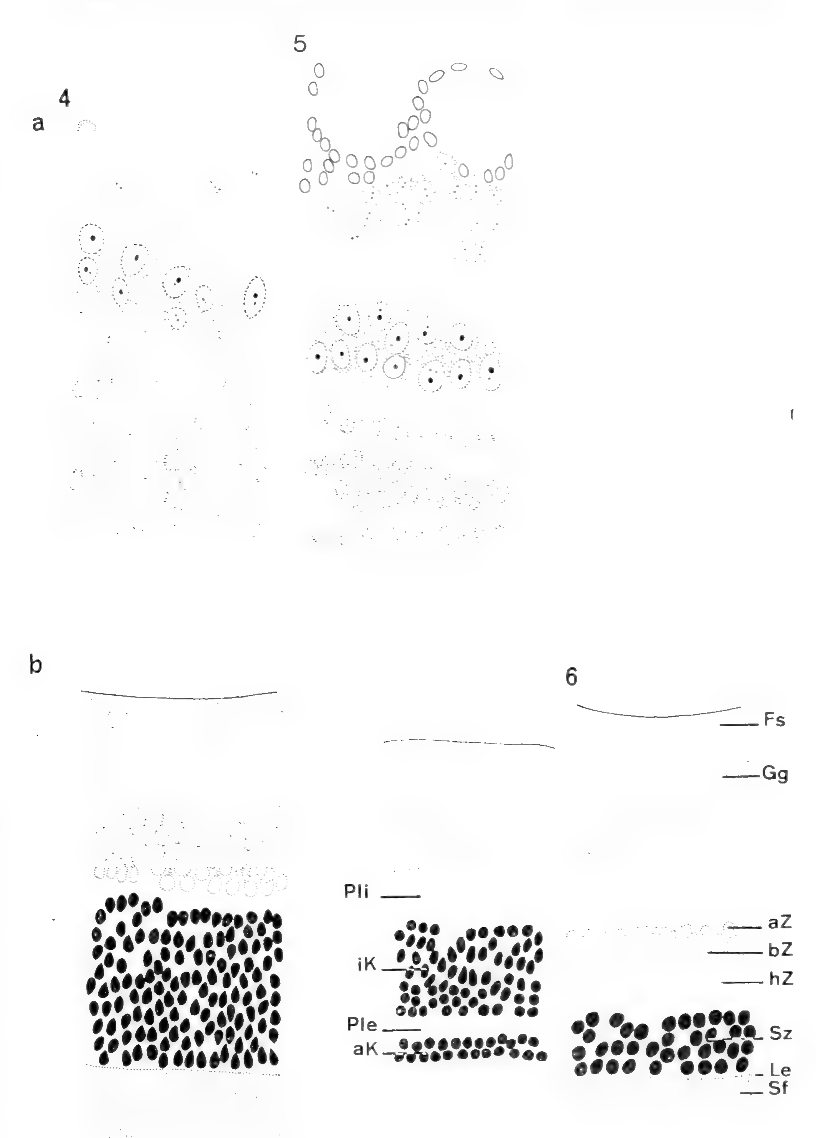


ABB. 9.

Differenzierungszustand des Bulbus olfactorius (a) und der Retina (b) bei Augenöffnen 1 *Acomys cahirinus*, 2 *Mesocricetus auratus*, 3 *Erinaceus europaeus*, 4 *Echinops telfairi*, 5 *Microcebus murinus*, 6 *Homo sapiens* (n. Abb. 15 i. BADTKE 1958 und Abb. 149/50 i. DEJEAN 1958). aK äussere, iK innere Körnerschicht, aZ amakrine, bZ bipolare Zellen, Fs Faserschicht, Ge Str. granulare externum, Gg Str. ganglionare, Gi Str. granulare internum, Gl Glomerulum olfactorium, hZ horizontale Zelle, Le Membrana limitans externa, Me Str. moleculare externum, Mi Str. m. internum, Ple äussere, Pli innere plexiforme Schicht, Sf Schicht der Stäbchen und Zäpfchen, Sz Kerne der Sinneszellen



europaeus von 12 PN (Augenöffnen mit 14 PN, ein solches Stadium stand leider nicht zur Verfügung), *Echinops telfairi* von 10 PN, *Microcebus murinus* von 35 mm über den Rücken gemessener Länge (nach Angaben von ALTNER (1968) noch als Stadium mit geschlossenen Augen anzunehmen, jedoch kurz vor Lidöffnung stehend). Für die höher evoluierten Formen, vorab für den Menschen, suche ich nach Möglichkeit Literaturangaben zur Vervollständigung des Vergleichs heranzuziehen. Bei *Homo sapiens* mit Augenöffnen im 7. Mo (ASK 1908) betrachte ich

Feten von 200/230 mm SST als Parallelstadien. Die Abbildungen sind wiederum in einer für alle Fälle gleichbleibenden Vergrösserung gezeichnet, jene die *Homo sapiens* betreffen, habe ich anhand der Darstellungen anderer Autoren angefertigt.

Wir studieren im folgenden wie im Falle der Lidverschluss-Stadien den Differenzierungsgrad von Bulbus olfactorius, Retina, Cerebellum und Neocortex.

Bulbus olfactorius

Bei Lidöffnung hat der Bulbus olfactorius fast seine gesamte Entwicklung hinter sich und zeigt, von dem noch nicht vollständig ausgereiften Zellmaterial des Stratum pyramidale externum abgesehen, Adultstrukturierung (Abb. 9 *a*). Die Zellen des Stratum granulare internum liegen tangential geschichtet vor und fallen dadurch schon bei Lupenvergrösserung auf. Das Stratum pyramidale internum ist von ihnen durch einen zellarmen Zwischenraum, das Stratum moleculare internum getrennt. Die schon bei Lidverschluss als Anlage vorhandene, jetzt vollständig differenzierte Neurocyten aufweisende innere Pyramidenschicht (Schicht der Mitralzellen) ist auch vom peripheren Bulbusmaterial durch eine relativ zellenfreie Zone geschieden. Die Peripherie besteht ausser aus den noch nicht ausdifferenzierten Elementen des Stratum pyramidale externum aus der äusseren Körnerschicht, welche die Riechglomeruli umschliesst. Der starken Ausdehnung wegen wurde für *Erinaceus europaeus* und *Echinops telfairi* vom Bulbusschnitt nur die Schicht der inneren Pyramidenzellen und etwas Material der Granularis interna mitgezeichnet.

Für den Menschen fand ich folgende Angaben. HUMPHREY (1940) beschreibt mit andern Stadien einen ältesten Feten von 18½ Wo (145 mm) und dokumentiert mit ihrer Abbildung 9 einen Zustand, der in architektonischer Hinsicht jenem bei Augenöffnen der uns vorliegenden *Eutheria* nahezustehen scheint: die Elemente des Str. granulare internum sind tangential geschichtet, ventrikelwärts vom Str. pyramidale ist eine innere, peripher von ihm eine äussere Molekularschicht entstanden. HUMPHREY erwähnt, dass in der äusseren zellarmen Zone sich auswandernde Mitralzellen befinden. Bei *Mus musculus* findet eine derartige Auswanderung etwas mehr als 12 Tage vor Augenöffnen statt, das ist etwas nach der Halbzeit. Nun gibt HUMPHREY keine Angaben zum Differenzierungsgrad der Zellen, so dass eine genaue Parallelisierung mit dem Entwicklungszustand anderer Feten nicht möglich ist. Dies umso weniger, als sie bereits bei einem Stadium von 26 mm SST die Mitralschicht erwähnt, wo doch bei unserm Stadium von 33 mm diese gemeinte Schicht aus noch undifferenzierten, lediglich durch leicht grössere Gestalt und etwas hellere Färbung sich abhebenden Elementen besteht.

Retina

Zum Differenzierungszustand der Retina bei Augenöffnen (9 *b*) geht aus unsern Beispielen folgendes hervor. Die innerhalb der Nervenfaserlage auf-

gereihten Zellen des Stratum ganglionare sind mit Protoplasma und Fortsätzen versehen und vom peripheren Zellmaterial durch die innere plexiforme Schicht getrennt. Es folgt nach aussen die innere Körnerschicht mit den kugeligen amakrinen und den unmittelbar an sie anschliessenden länglichen bipolaren Zellen: alle mit Protoplasma versehen. Die Plexiformis externa sondert diese der Reizleitung dienenden Elemente von den Kernen der Sinneszellen; die Schicht der letztgenannten Retinaelemente ist bei den vorgestellten Fällen im Vergleich mit den Verhältnissen beim Menschen ausserordentlich voluminös. Ausserhalb der Membrana limitans externa finden sich die peripheren Abschnitte der Stäbchen-und Zäpfchenzellen. Die Retina von *Microcebus murinus* ist in der Serie nicht mitgeschnitten und deshalb in der Abbildung nicht berücksichtigt worden.

Für *Homo sapiens* stelle ich zwei Darstellungen vor: die erste n. BADTKE (1958, Abb. 15) für einen Feten von 170 mm SST und 5½ Mo, einen vor Lidöffnung erreichten Retinazustand darstellend; die zweite n. DEJEAN et al. (1958, Abb. 149/150) repräsentiert nach diesen Autoren die Netzhaut eines Feten mit sich trennenden Lidern. Es fällt gegenüber den eingangs vorgestellten Formen die grössere Dichte des Stratum ganglionare und die geringere Ausdehnung der äusseren Körnerschicht auf. Die Zäpfchen peripher der Membrana limitans externa sind deutlich. Die innere Körnerschicht lässt ausser den kugeligen amakrinen und den ovoiden und radiär gestellten bipolaren deutlich die peripheren horizontalen Zellen von ellipsoider Gestalt erkennen. Nach DEJEAN et al. (1958) enthalten die Ganglienzellen die erste NISSL-Substanz.

Dass der eben beschriebene Retinazustand für die Zeit des Augenöffnens und nicht bereits für beliebige frühere Stadien charakteristisch ist, ergibt sich aus den Angaben in MÖLLENDORF et al. (1964), nach welchen die Differenzierung der Rezeptoren kurz vor Lidtrennung einsetzt. Für *Oryctolagus cuniculus* zum Beispiel mit Augenöffnen um 10 PN liegt n. RAVIOLA (zit. n. MÖLLENDORFF) ihre histologische und biochemische Ausreifung am 8./9.PN vor. *Felis domestica* mit Augenöffnen um 14 PN (n. WINDLE, 1930, schon mit 9/10 PN) bildet n. MARTY (1962) gegen den 9.PN Stäbchen aus. Zwischen 2 und 3 Wochen erscheint die Reifung der Stäbchen und Zapfen abgeschlossen.

Cerebellum

Im stark gefurchten Cerebellum liegt bei Augenöffnen auch histologisch eine fortgeschrittene Situation vor. Das Material des Stratum granulare externum ist zwar noch nicht ganz aufgebraucht und die Molekularschicht noch immer von zentripetal abwandernden Zellen durchsetzt. Die Purkinjezellen scheinen vom Kernzustand her gesehen jedoch adultähnlich strukturiert, sie machen nach Angaben i. JAKOB (1928) für *Oryctolagus cuniculus* und *Homo sapiens* nach Augenöffnen vor allem noch eine Vergrösserung durch. Bei *Acomys cahirinus* (Abb. 10/1) bilden sie ein geschlossenes Stratum gangliosum, bei *Mesocricetus auratus* (10/2)

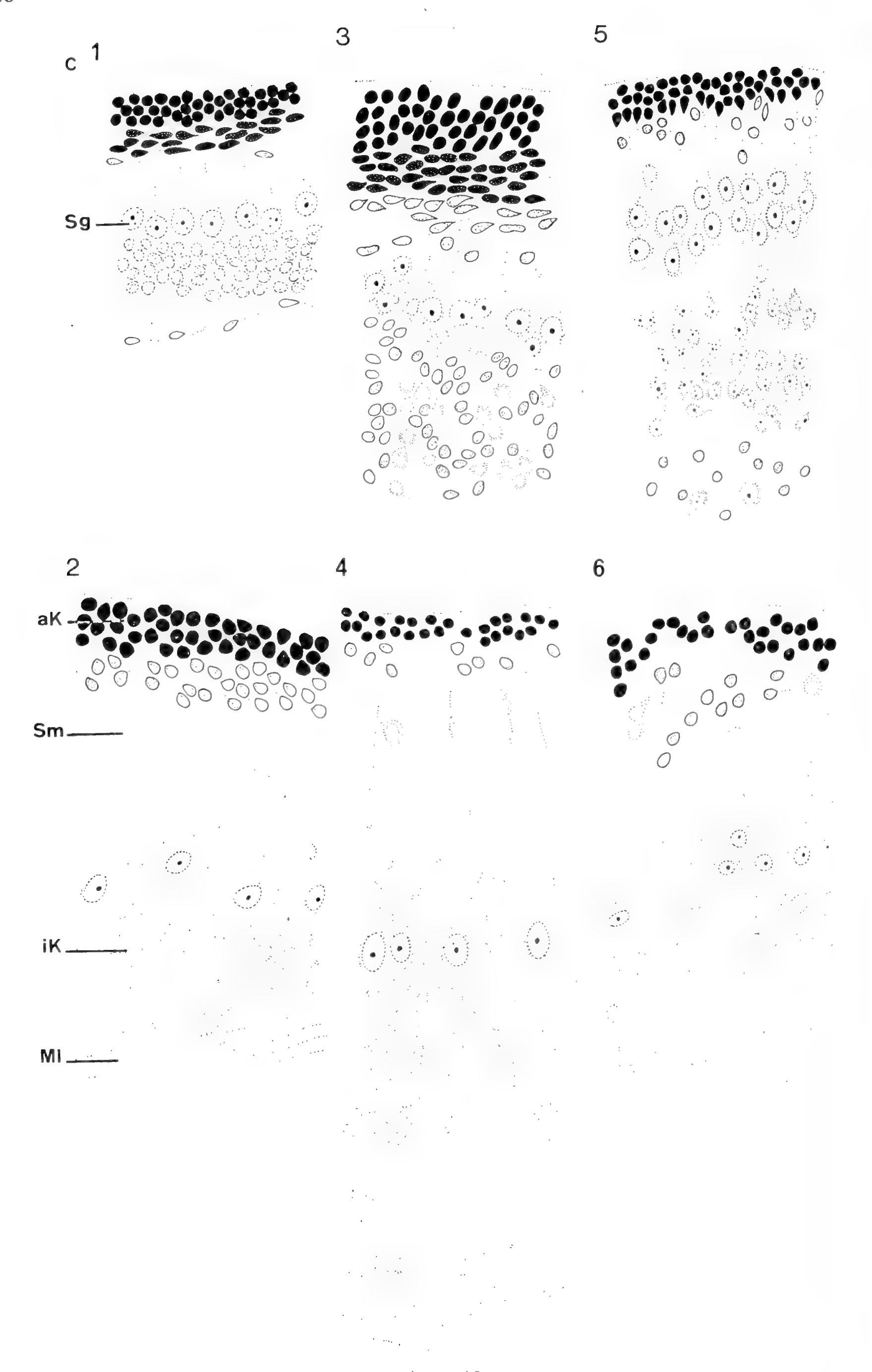


Abb. 10.

Cerebellum-Rinde bei Augenöffnen

1 *Acomys cahirinus*, 2 *Mesocricetus auratus*, 3 *Erinaceus europaeus*, 4 *Echinops telfairi*, 5 *Microcebus murinus*, 6 *Homo sapiens* (n. Abb. 97 i. Jakob 1928).

aK äussere, iK innere Körnerschicht, Ml Marklager, Sg Stratum ganglionare (Purkinjeschicht), Sm Stratum moleculare

liegen die grossen plasmahaltigen Zellen lockerer. Die sich zentral anschliessende innere Körnerschicht besteht aus dichtgelagerten protoplasmaärmeren Elementen und hebt sich vom hellen Mark scharf ab.

Für *Homo sapiens* kann ich die Differenzierung im medialen Cerebellum bei Augenöffnen nicht genau dokumentieren. Abbildung 10/6 gibt Figur 97 n. JAKOB (1929) wieder mit dem Kleinhirnausschnitt eines Feten des 8.EMo (eines Stadiums also nach Augenöffnen) und einer Organisation, welche bezüglich der Purkinje-Zellen jene der übrigen dargestellten Fälle leicht überschreitet.

ALTMANN (1967) interpretiert die histologischen Reifungsprozesse im Cerebellum im Zusammenhang mit der Reifung der Motilität. Er untersucht mit Hilfe von radioaktiv markierten Zellen bei *Rattus*, *Cavia cobaya*, *Felis domestica* und *Homo sapiens* vor allem den Aufbrauch des Stratum granulare externum. Bei *Cavia cobaya* mit bei Geburt gut entwickelter Motilität verschwindet die äussere Körnerschicht wenige Tage nach Geburt. Bei der Ratte mit Bewegungsbeginn bei Augenöffnen geschieht die Abnahme der Zellbildung mit 13 PN, der völlige Aufbrauch der Granularis externa ist bei 21 tägigen Stadien festzustellen. Bei *Felis domestica* beansprucht die Reifung des Cerebellums längere Zeit, indem hier das Verschwinden des Stratum granulare externum erst ende des 2.Mo stattfindet. Bei *Homo sapiens* geschieht der Abbau noch langsamer und erst während des 2. Jahres nach Geburt. Die letzte der Angaben stimmt mit jenen anderer Autoren nicht überein, doch sind eventuell Varianten möglich: n. BERLINER (1905) verschwindet die Granularis externa im 5.—12.PNMo, RAAF et al. (1944) fanden eine äussere Körnerschicht noch bei Kindern von 18/20 Mo. LARSELL (1947) gibt den Aufbrauch bei *Homo sapiens* mit 14 Mo an. In Übereinstimmung mit diesem von ALTMANN (1967) festgestellten späten Abbau der Granularis externa steht bei *Felis domestica* n. PURPURA (1967) die Situation in der Dendritenentwicklung. Erst während der 3. und 4. Woche nach Geburt sind Dendriten 2. und 3. Ordnung mit „spiny branchlets“ (axodendritische Synapsen) vorhanden.

Die Angaben von ALTMANN (1967) ergänzen unsere Befunde: die bei Lidöffnung in allen bekannten Fällen noch vorhandene äussere Körnerschicht wird laut den von ihm bearbeiteten Säugern umso länger nicht abgebaut (und dadurch eine weitere Massenentwicklung des Cerebellums garantiert), je höher der Adult-TI liegt: sie verschwindet wenige Tage nach Augenöffnen bei den niedrig cerebralisierten *Cavia cobaya* und *Rattus*, nach bedeutend mehr Zeit bei *Felis domestica* mit TI 19,5 und nach einer ausgesprochen langen Periode bei *Homo sapiens*.

Neocortex

Im Falle der eben besprochenen Hirnteile steht die Strukturierung bei Augenöffnen dem Adultzustand nahe. Das ist auch für den Neocortex der Fall. In Abbildung 11 sind Ausschnitte aus der Rinde von *Mus musculus*, *Acomys cahirinus*, *Erinaceus europaeus* und *Mesocricetus auratus* dargestellt; in allen

Fällen handelt es sich um Neocortex aus einem Querschnitt durch die Commissura anterior. Auch wenn die Schnittrichtung nicht ganz frontal verlaufen sein sollte, dürfte es sich n. BRODMANN (1909) um die Regio postcentralis, eventuell um Regio parietalis handeln. Den Masstab für *Mus musculus* habe ich nach Anfertigung der Abbildung mit Hilfe von Zeichentubus und Ölimmersion fotografisch auf die Hälfte reduziert, um eine für die Reproduktion gangbare Rindendicke zu erhalten.

Die Schichtung der Rinde tritt deutlich hervor, die Matrix ist fast vollständig aufgebraucht; nur *Erinaceus* (2 Tage vor Augenöffnen) hat noch nicht alles Keimmaterial in die Rinde verfrachtet. Die Differenzierung des Cortex tritt in ihre letzte Phase ein, wenn an den Dendriten die spines (spindle bursts, épines) auftreten. Nach GRAY (1964; zit.i. MARTY 1966) sind die épines Zeugen für synaptischen Kontakt; n. IVANITSKY (1959) zit.i. SARKISOV 1966) fallen Funktionsbeginn der Rinde und Entwicklung des spines zusammen. Auch n. SCHEIBEL et al. (1964) stellen diese Bildungen specific postsynaptic receptiv structures dar. Zu ihrem Auftreten und zur Differenzierung des Cortex vor und bei Augenöffnen fand ich in der Literatur für die abgebildeten und für weitere Säuger folgende Angaben:

Mus musculus

Nach KOBAYASHI (1964) ist schon bei Geburt NISSL-Substanz vorhanden. In Stadien von 6 PN liegt ein fünfschichtiger Cortex vor, mit 15/17 PN ist die Rindendifferenzierung vollständig. (Bei diesen Zeitangaben gilt es zu berücksichtigen, dass die zur Untersuchung verwendeten Mäuse die Augen erst mit 15 PN öffneten. Bei dem in Abbildung 11 gezeichneten Mus-Stadium handelt es sich um den Vertreter eines Stammes mit 19 Tagen Tragzeit und Lidöffnen in 12 PN (Sandoz, Basel)). Die Dendritenbildung beginnt mit 2 PN; die Fortsätze erreichen die Molekularschicht mit 6 PN; mit 9 PN beginnt ihre Verzweigung. Nach STEBANOWSKA (zit.n. KOBAYASHI, 1963) ist die Dendritenentwicklung von Mus mit 15 PN abgeschlossen. Die Vergrösserung des Zellabstandes geschieht n. KOBAYASHI (1963) vor allem zwischen dem 3. und 7. PN.

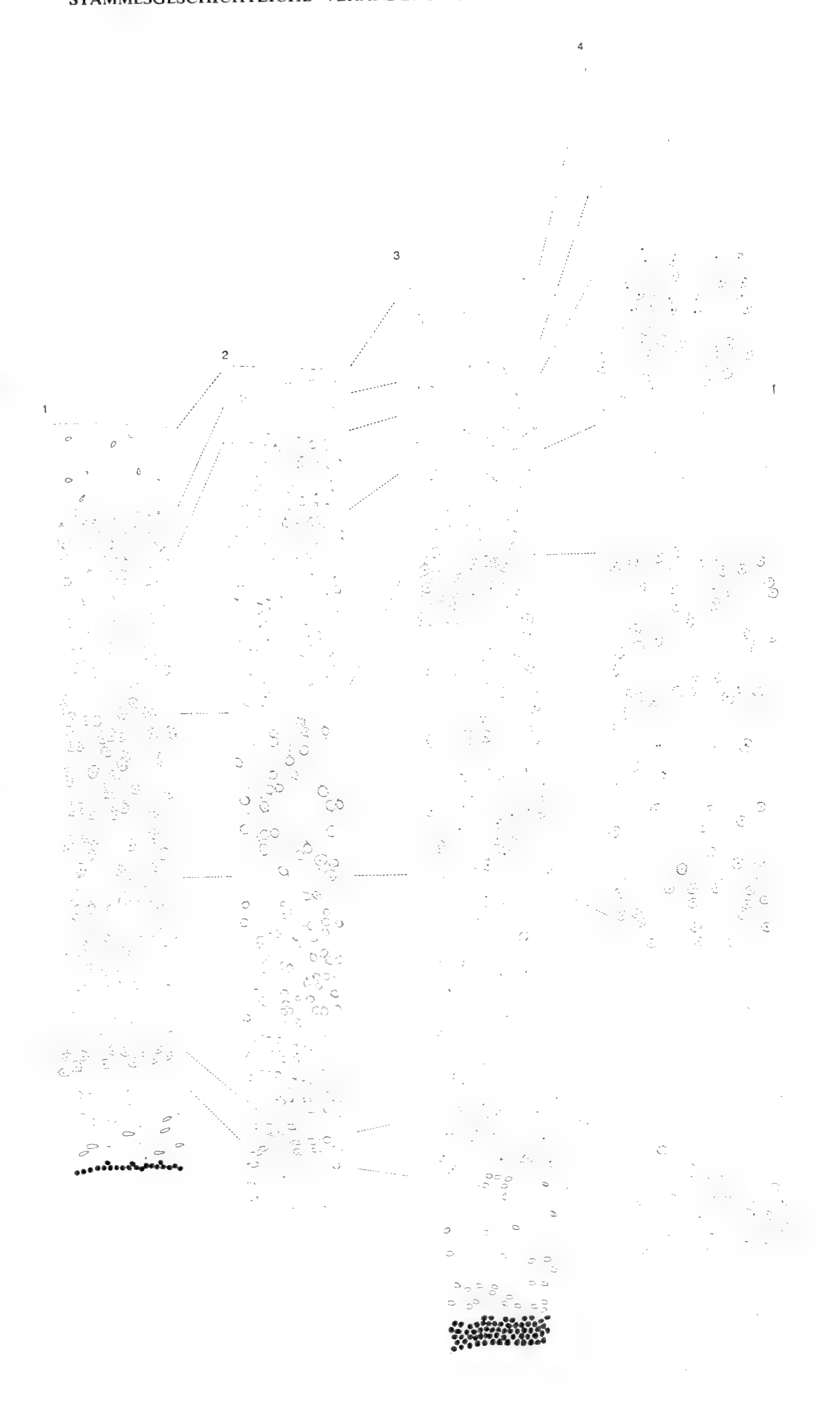
Rattus

Nach TILNEY (1934) beginnt die regionale Differenzierung der Hemisphären am 5. PN und ist schon am 10. PN, 4 Tage vor Augenöffnen, recht fortgeschritten. Nach EAYRS et al. (1959) ist die Abgrenzung der schon mit 6 PN erkennbaren

---

ABB. 11.

Neocortex bei Augenöffnen
1 *Acomys cahirinus* (Geburt), 2 *Mus musculus* 12 PN (gegenüber 1, 3, 4 nur mit der halben Vergrösserung gezeichnet), 3 *Erinaceus europaeus*, 4 *Mesocricetus auratus*.


4
3
2
1

Cortexschichten bei Ratten von 12 PN deutlich, in den infragranulären Schichten sind beträchtliche Mengen von NISSL-Substanz nachzuweisen. Ausser den Apikal-Dendriten, die grossteils die Randzone erreichen, haben sich die Basal-Fortsätze entfaltet. Nach 12 PN erfolgt ein weiteres Auswachsen, die Adultstruktur der Dendriten ist mit 18 PN völlig erreicht. In der sensomotorischen Rinde der weissen Laboratte treten erste und vereinzelte Synapsen n. SARKISOV et al. (1966) mit 7 PN auf. In der Zeit zwischen 7 und 14 PN liegt eine Phase intensiver Differenzierung, mit 14 PN (Augenöffnen) wird die submikroskopische Struktur der Synapsen adultähnlich.

Oryctolagus cuniculus

Nach SCHADÉ et al. (1964; zit.n. ALTMANN 1967) beginnt die Dendritenentwicklung nach Geburt. Mit 10 PN (Lidöffnung) sind etwa die Hälfte des Volumens apikaler und basaler Dendriten vorhanden. Die NISSL-Substanz entsteht ab 10 PN (SCHADÉ, 1959) und nimmt bis 17 PN rasch an Menge zu.

Felis domestica

Nach RIESE (1946) hat *Felis domestica* schon bei Geburt, das sind 14 Tage vor Augenöffnen, im Neocortex den 6-schichtigen Zustand erreicht. Ausgesprochene regionale Differenzierungsunterschiede fehlen jedoch beim Neonaten noch. Die am weitest fortgeschrittenen Zellen finden sich in der 5. Schicht, wo definitive und intensiv angefärbte Zellkörper vorhanden sind. NISSL-Schollen lassen sich noch nicht nachweisen. Die übrigen Rindenelemente zeichnen sich durch dunkle Zellkerne und nur selten vorhandenen Plasmaleib aus. Nach MARTY (1966) differenziert sich die bei Geburt noch völlig unreife Sehrinde in der Zeit zwischen 9 und 14 PN. Die Bildung der spines beginnt n. PURPURA et al. (1964) mit 8 Tagen, n. SCHEIBEL et al. (1964) am 11. PN. Nach NOBACK et al. (1961*a*) findet die Entstehung der spines zwischen ende 2. und 4. Woche statt. LANGWORTHY (1929) gibt für 14 Tage alte Katzen das Auftreten der NISSL-Substanz an. Nach NOBACK et al. (1961*b*) realisiert der Neocortex von 14 PN folgende fortgeschrittene Merkmale: die schon langen Dendriten und die längeren Kollateralen zeigen an manchen Stammanteilen spines. Die apikalen Dendriten haben zahlreiche Kollateralen entwickelt, von denen einige verzweigt sind. Damit wird die letzte Differenzierungsphase eines Rindengebietes im allgemeinen beschrieben, denn die gleichen Autoren stellen folgende Entwicklungsschritte fest: 1. Bildung von apikalen Dendriten, 2. deren Auswachsen in die Molekularschicht, 3. Entstehung von basalen Zellfortsätzen und 4. die Genese von Kollateralen der apikalen und basalen Dendriten, 5. das Erscheinen von spines vor allem an den apikalen Fortsätzen. Die Myelinierung des Cortex beginnt n. PURPURA (1964) in der Zeit zwischen 10 und 16 PN, die Adultstruktur wird bei *Felis domestica* mit 3 Wochen realisiert.

Homo sapiens

Zum Differenzierungszustand des Neocortex von Feten des 7. Mo fand ich Angaben vor allem bei KAHLE (1969). Die Gliederung in Schichten ist nahezu abgeschlossen und die Matrix wie im Falle der niedrig cerebralisierten und eingangs besprochenen *Eutheria* nahezu aufgebraucht (ausgenommen in den dorsalen und lateralen Wandbezirken). Bereits im 6. Mo ist die Gliederung in Areale deutlich, im 7. Mo ist vor allem das phylogenetisch junge Gebiet des Frontalhirns noch fertigzustellen, im 8. Mo schliesslich ist die Strukturierung der Hemisphären so weit fortgeschritten, dass die Hirnkarte eines derartigen Feten schon weitgehende Übereinstimmung mit den Adultverhältnissen aufweist. Auch die Bildung der Kontaktstrukturen der Dendriten beginnt n. POLJAKOV et al. (1966) in Schicht 5 im 7. Monat, der Zeit des Augenöffnens. Deren Auftreten in andern Schichten wurde vor Geburt in andern Schichten noch nicht beobachtet.

Myelinierung der Stadien mit Augenöffnen

Um unser Stadium mit Lidöffnung möglichst umfassend darzustellen, habe ich in Tabelle 2 den Myelinierungszustand einiger Säuger aufgrund von Literaturangaben zu dokumentieren versucht. Es bestehen auch hier noch grosse Wissenslücken, die n. RABINOWICZ (1967*b*) bei *Homo sapiens* zum Teil auf die Schwierigkeit zurückzuführen ist, dass fetales Myelin mit den bekannten Methoden sich nur schwer darstellen lässt.

Die Physiologen haben schon relativ früh beobachtet (1929, LANGWORTHY), dass Myelinierung und Funktionseintritt nicht etwa komplementäre Geschehnisse sind, sondern dass Funktionsreife der Markscheidenbildung vorausgehen kann. Es ist indessen KRETSCHMANN (1967) aufgefallen, dass *Homo sapiens* und *Acomys cahirinus* bei Geburt je ähnliche Myelinierung aber recht unterschiedliche motorische Fähigkeiten aufweisen. Im Kapitel zur Bewegungsentwicklung werden wir sehen, dass trotz fortgeschrittener und je ähnlicher Differenzierung der Neurocyten und der Myelinierung ihrer Neuriten bei Augenöffnen die Bewegungsreife und jene des Hörens und Sehens umso langsamer sich einstellt, je grösser die relative Hirnmasse eines Säugers ist.

b. *Aeussere Hirngestalt und Kommissuren*

Wenn wir das in Abbildung 12 nach Sagittalschnitten gezeichnete *Mus*-Lidöffnungsstadium mit den Adultverhältnissen vergleichen, so können wir keine Unterschiede feststellen. Die Hemisphären haben das Mittelhirndach vollständig überwachsen; die Kleinhirnfurchung ist abgeschlossen. Das Corpus callosum hat die Commissura anterior in rostraler und caudaler Richtung beträchtlich überwachsen. Bei den höher cerebralisierten *Eutheria* hingegen sind Adultverhältnisse noch nicht realisiert. Wir werden S.538 sehen, dass schon bei den *Carnivora* das Furchungsmuster bei Augenöffnen noch nicht vollständig ausge-

TABELLE 2

Myelinierungszustand bei Augenöffnen

	Didelphis virginiana	*Mus musculus*	*Rattus norvegicus*	*Cavia cobaya*	*Acomys cahirinus*	*Felis domestica*	*Canis familiaris*	*Homo sapiens*
Zeitpunkt Angenoeffnen	58 PN	12 PN	14 PN	55/58 ET	38 ET	14 PN	12/14 PN	7. Mo
Cingulum			+ 12 PN	+ 49/51 ET			—	—
Corpus callosum			— B 14 PN	— 62 ET			—	—
Commissura anterior		— 20 PN	— 14/16 PN	— 62 ET				
Fornix			+ 10/12 PN	+ 49/51 ET	+		—	—
Capsula externa	+ 56 PN		+ 10/11 PN	+ 49/50 ET			—	—
Pyramis		+	+ 12 PN	+ 57 ET	+		—	—
Crus pedunculi cerebri							genu 0 +	—
Tr. corticospinalis						+ 9—12 PN	—	—
Tr. tegmentalis centralis							3 PN +	
Commissura posterior							praenatal + +	
Tr. spinocerebellaris							3 PN + +	
Pedunculus cerebellaris inferior			8 PN +				3 PN +	+ inner division
Ped. cerebellaris medius							10 PN + +	—
Ped. cerebellaris super.							10 PN +	—
Decussatio trapezoides							3 PN +	+ Y +
Tr. tectospinalis							praenatal + +	+ Y
Tr. spinocerebellaris ventralis							praenatal +	
Tr. spinothalamicus							3 PN + +	

TABELLE 2 *(Fortsetzung)*

	Didelphis virginiana	*Mus musculus*	*Rattus norvegicus*	*Cavia cobaya*	*Acomys cahirinus*	*Felis domestica*	*Canis familiaris*	*Homo sapiens*
Zeitpunkt Augenoeffen	58 PN	12 PN	14 PN	55/58 ET	38 ET	14 PN	12/14 PN	7. Mo
Fasciculus gracilis			8 PN + L			+	3 PN +	— + K,Y
Lemnicus lateralis							3 PN +	+ Y
Fasc. longitudinalis medialis	36 PN +		½/1½ + PN	40½ ET +	+ +	+	3 PN + +	+ K,Y
Lemniscus medialis							3 PN +	+ K,Y
Fasc. cuneatus			+ L			+ schwach		+ K
N. olfactorius			+ T				+ +	+ K
N. opticus	68 PN —	+ schwach	—		+		0+	—
N. III	41 PN +		+ T		+ +		+ +	+ K,Y
N. IV	41 PN +		+ T		+ +		+ +	+ K,Y
N. V	41 PN +		2 PN +	42/43 ET +	+ +		+ + +	+ pars motor. + pars sensor.
N. VI	41 PN +		3 PN +	42 ET +	+ +		+ +	+ K,Y
N. VII	46 PN +		2 PN +	42 ET +	+ +		+ + +	+ K,Y
VIII, Pars vestibularis	36 PN +		1½ PN +	42 ET +	+ +	+	+ + +	+ K,Y
Pars acustica	46 PN +		6 PN +	46/47 ET +	+ +		+ +	+ Y
Nn. X, XI	46 PN +		5 PN +	46/47 ET +				+ K
N. XII	46 PN +		3/4 PN +	46 ET +			+ + +	+ K,Y

Anhang zu Tab. 2

1 *Didelphis virginiana:* Langworthy (1928), Angaben in PN: Myelinierungsbeginn; 2 *Mus musculus, Acomys cahirinus* n. Kretschmann (1967), ++ mittelstark, + schwach myeliniert; 3 *Rattus norvegicus* n. Martin (1963), Legrand L (1961), Tilney T (1934 *b*) albino rat; n. Tilney sind am 16. PN alle Bahnen des Rückenmarkes myeliniert; 4 *Cavia cobaya* n. Martin (1963); 5 *Felis domestica* n. Langworthy (1929); 6 *Canis familiaris* n. Fox (1968), 0+ faint myelinazion of a few fibers, + light m. of most fibers, ++ moderate myel. of all fibers, prn praenatal; 7 *Homo sapiens* n. Keene et al. (1931), Yakovlev et al. (1967), erster Kolonnenabschnitt Angaben für 24, zweiter für 28 EWo. Nach Jakob (1928) sind im Cerebellum von Feten des 7.EMo die grosse Wurmkommissur und der Flocculus, ende 7. Mo die Tr. vestibulocerebellaris, spinocerebellaris anterior und die medialen Lamellen des Nucleus dentatus myeliniert.

bildet ist, es scheint dabei für *Canis familiaris* die Oberflächengestaltung nach Angaben i. Herre et Stephan (1956) etwas langsamer anzulaufen als für *Felis domestica. Homo sapiens, Gorilla gorilla* und *Macaca mulatta* zeigen zur Zeit der Lidöffnung eben erst wenige Hauptfurchen. Im Vermis des Kleinhirns ist beim Menschen die Strukturierung nach einem von Larsell (1947) abgebildeten Stadium des 7. Mo. zwar schon weit fortgeschritten, und neben den Hauptfurchen sind schon zahlreiche sekundäre Gliederungen entstanden; hingegen ist für die Hemisphären eine starke Retardierung festzustellen. Herre et al. machen dieselbe Feststellung eines Entwicklungsgradienten für den Cerebellum-Zustand 14-Tage alter Hunde.

c. *Augenöffnen und Vermehrungsfaktor des Gehirns: Diskussion eventueller Beziehungen zur Dendriten- und Furchenbildung*

Portmann hat die O-Typen der Säuger sowohl als die der Vögel vor allem durch den Vermehrungsfaktor definiert d.i. die Zahl, um welche das Neonatenhirn-Gewicht vervielfacht, das adulte Hirngewicht ergibt. Der Nesthocker ist charakterisiert durch einen Faktor von mehr, der Nestflüchter durch einen solchen von weniger als 5. Mit andern Worten: es steht das Gehirn des Nestflüchters auch massenmässig dem Adultzustand schon nahe. Wo liegt nun in der Ontogenese dieser physiologisch so wichtige Hirnwert, bei dem der Faktor von mehr auf einen solchen von weniger als 5 umschlägt ,und gibt es eventuell die Möglichkeit, für die Verminderung morphologisch fassbare Indizien in der Hirnontogenese festzustellen ?

Ich habe versucht, in Tabelle 3 einige bekannte Vermehrungsfaktoren so zu ordnen, dass gleichzeitig erkennbar ist, mit welchem Gestaltzustand die durch ihn charakterisierten Säuger zur Welt kommen. Ich habe ausserdem die durch Mangold (1966) errechneten Werte mit Hilfe von Gewichtsangaben in verschiedenen Arbeiten nach Möglichkeit ergänzt durch Faktoren, welche die Augenöffnungs-Stadien charakterisieren. Wir sehen bei niedrig cerebralisierten *Eutheria*

und noch wenig differenziertem Gestaltzustand bei Geburt einen Faktor, der um 10 oszilliert. Dieser Wert ist auch bei den *Canidae* mit Geburt um MAB noch vorhanden. Dann fällt er auf 2 und 3 bei Augenöffnen ab. Es sprechen diese Angaben für eine intensive Massenentfaltung des Gehirns vor allem nach Erreichen des Gestaltstadiums MAB, wenn wir jetzt von Fällen wie *Lepus europaeus*, *Castor canadensis* und andern MAB-Nestflüchtern absehen, wo die Grössenzunahme bereits vorher einsetzt, weil ja bei derartigen Säugern Geburt in MAB mit bereits

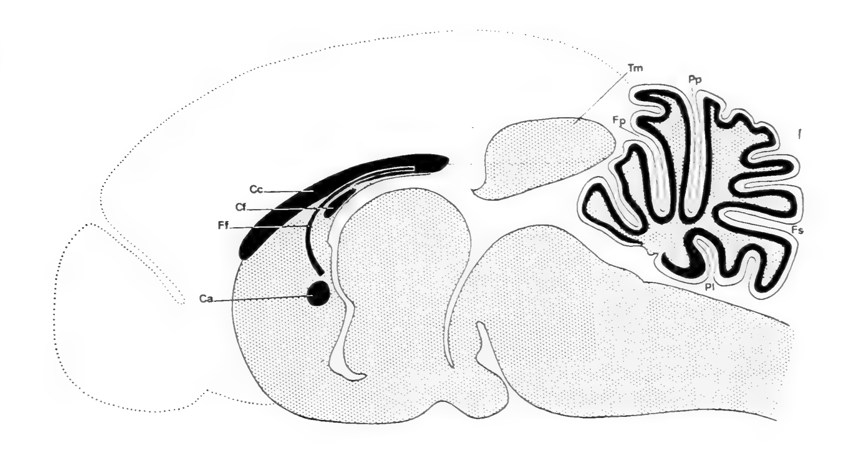


ABB. 12.

Sagittalschnitt durch das Gehirn von *Mus musculus* bei Augenöffnen
Ca Commissura anterior, Cc Corpus callosum, Cf Psalterium, Ff Fornixfasern, Fp Fissura prima, Fs Fissura secunda, Pl Fissura posterolateralis, Pp Fissura praepyramidalis, Tm Tectum mesencephali

niedrigem Vermehrungsfaktor vorliegt (*Lepus europaeus* : 2,96). Von den dokumentierten Fällen hat einzig *Homo sapiens* zur Zeit der Lidöffnung einen noch recht hohen Faktor von 12,5/10,3; selbst der bei Geburt erreichte Wert von 4,3 weicht von den übrigen bei MANGOLD aufgeführten Zahlen für andere *Eutheria* ab. Am nächsten stehen diesem hohen Vermehrungsfaktor des neugeborenen Menschen die Werte von *Sus scrofa* mit 4,8 und *Myocastor coypus* mit 4,03.

Das Absinken des Vermehrungsfaktors infolge der Steigerung der Hirnmasse ist morphologisch vielleicht am ehesten fassbar als Dendritenwachstum .Tatsächlich fällt die Genese der Dendriten bei *Rattus* nach 6 PN (MAB: 4 PN), bei *Oryctolagus cuniculus* nach Geburt (MAB) und bei *Felis domestica* ebenfalls bei Geburt (MAB) ziemlich deutlich mit der Phase der Verkleinerung des Faktors zusammen. Natürlich müsste das durch weitere Messungen differenziert untersucht werden, wie es ja für vergleichende Studien überhaupt wichtig wäre, die Vermehrungsfaktoren für verschiedenste Stadien zu bestimmen. Ein ziemlich sicherer Vergleich von Zunahme des Fasermaterials und Abnahme des Vermeh-

TABELLE 3

Vermehrungsfaktoren von Nesthockern verschiedener Gestaltorganisation im Vergleich mit Werten unmittelbar bei Augenöffnen

	TI		Gestaltmerkmale bei Geburt: vor Eu-NH	Eu-NH	vor MAB	MAB	Augenöffnen
1	4,17	*Talpa europaea*	10,8				
2	4,27	*Erinaceus europaeus*		11,2			
3	14,5	*Sciurus vulgaris*		10,0			
4	5,5	*Rattus norvegicus*		8,9			
		n. Angaben bei SUGITA (1918)		10,2			2,0
5	3,85	*Mus musculus*			9,1		
6		*Acomys cahirinus*					1,85
		RUCH (1969)					
7	2,73	*Nyctalus noctula*					2,17
8	9,77	*Oryctolagus cuniculus*				7,6	2,3
9	10,4	*Lepus europaeus*					2,96
10	19,5	*Felis domestica* m				> 4,3	<1,7
		BRIZZEE et al. (1959)					
11	~25	*Canis familiaris:*					
		Beagles n. FOX (1964) m				9,7	3,2
		schott. Schäfer n. FOX (1964) m				7,5	3,2
		Boxer n. HERRE et al. (1956) s				9,6	3,5
		Zwergpudel n. HERRE s				9,5	
		Wolfsspitz n. HERRE s				9,33	3,62
12	25,7	*Canis lupus*				9,7	
13	26,7	*Vulpes vulpes*				11,9	
14	38,9	*Ursus arctos*			58,0		
15	33,5	*U. americanus*			37,1		
16	44,6	*Thalarctos maritimus*			45,1		
17	214	*Homo sapiens*, n. KAPPERS (1936) s					12,5
		n. DÜNN (1921) s		39,1			
		n. LARROCHE (1967) m					10,3

m n. Mittelwerten, s nach Einzelwerten berechnet. 7 zeigt n. EISENTRAUT (1936) Augenöffnen vier Tage n. Geburt. Nach einem hier noch nicht dokumentierten Vergleich weisen 2—4 und 17 in Eu-NH sich entsprechende Hirnstrukturierung auf. 17: Hirngewicht 7. Mo n. KAPPERS (1936) 102,9 g, Hirngewicht für Feten von 10 Wo n. DÜNN (1921) 3,3 g, Hirngewicht n. 24 EWo um 100, n. 28 EWo um 150 g n. LARROCHE (1967). 8: Vermehrungsfaktor für Augenöffnen n. Angabe in HIMWICH et al. (1967)

rungsfaktors lässt sich bei *Oryctolagus cuniculus* durchführen, da SCHADE et al. (1964) detaillierte quantitative Bestimmungen erarbeitet haben. In unserm n. Abbildung 5 i. ALTMANN (1967) gezeichneten Schema (Abb. 13) ist deutlich zu erkennen, dass die Zunahme der Fasermasse erst unmittelbar nach Geburt messbare Ausdehnung annimmt und dass bei Augenöffnen mit 10 PN der Adultsituation gegenüber etwa die Hälfte des Faservolumens erreicht ist.

Auch die Entwicklung der Furchen setzt bei den *Eutheria* mit gyrencephalen Hemisphären in dieser vor Augenöffnen liegenden Phase der Verkleinerung des

Vermehrungsfaktors ein. Bei *Homo sapiens* entwickeln sie sich n. LARROCHE (1967) um 24 Wochen: es entstehen bei derartigen in der Lid-Öffnungsphase sich befindlichen Feten des 7. Mo die Fissura calcarina, der Sulcus parietooccipitalis, der Sulcus centralis; in der bis zum vollendeten 7.EMo folgenden Zeit vertiefen sich die genannten Furchen, und es kommen als neue hinzu die Fissura hippocampi und der S. corporis callosi. KAHLE (1969)ma cht für ein Hirnstadium des 7.Mo vollständig gleiche Angaben (Abb. 14).

Von *Gorilla gorilla* liegt die Beschreibung der Hirnoberfläche des von DENIKER 1886, bearbeiteten 135 mm langen Feten vor, der n. CURGY etwa 175 ET zählen

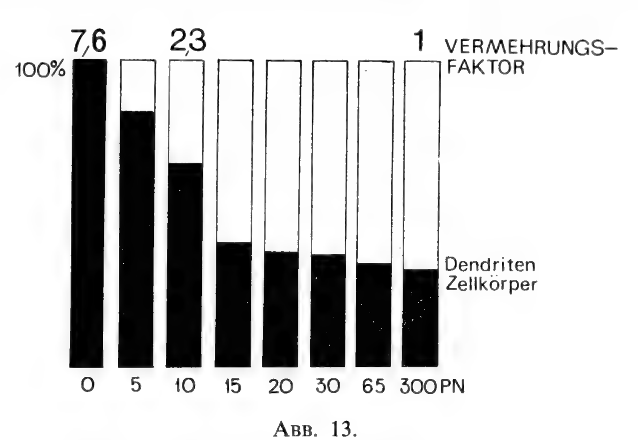


ABB. 13.

Vermehrungsfaktor und Dendritenentwicklung bei *Oryctolagus cuniculus*
Verhältnisse von Dendriten- und Zellkörperentwicklung n. Fig. 5 i. ALTMANN (1967, ihrerseits auf Angaben i. SCHADÉ+al. 1964 beruhend).

dürfte und der Gestaltstadium MAB erreicht hat. Die Lider sind noch verwachsen; der Zeitpunkt ihrer Trennung dürfte allerdings nicht mehr weit entfernt liegen, gibt doch BOLK (1926) die Erwähnung der Lidspalte für einen Feten von 170 mm. Wie bei *Homo sapiens* von 24 Wochen und etwas mehr liegt bei *Gorilla gorilla* n. BABOR et al. (1932) eine offene Fossa cerebri lateralis vor, die Insel ist noch ungefurcht. Der Sulcus centralis erreicht schon fast die Fissura Sylvii, schneidet aber noch nicht in die Mantelkante ein, die Fissura calcarina ist ausgebildet, der Sulcus interparietalis als ganz kleine Furche vorhanden, hingegen ist der Sulcus temporalis superior schon ziemlich gut entwickelt, während bei *Homo sapiens* die erste Temporalfurche n. LARROCHE erst mit 28 Wo auftritt.

Macaca mulatta von 135 ET und beginnender Lidöffnung (HINES, 1940) hat einen leicht fortgeschritteneren Furchungszustand erreicht. Erste Furchen sind n. HINES (1940) bei Feten von 100 ET (Stadium MAB) zu sehen. Sie sind in der Abbildung nicht benannt. Bei Augenöffnen könnten nach Abbildung vorhanden sein: Ss. centralis und praecentralis, S. parietooccipitalis, S. frontalis und ev. ein S. lunatus.

Bei den *Caninae* setzt n. HERRE et al. (1956) die Oberflächenstrukturierung kurz vor, in manchen Fällen aber erst kurz nach Geburt ein. Der Wolfspitz mit noch geringer Furchung bei Geburt hat auch bei Augenöffnen nur seichte und erst mit 4 Wo ausgeprägte Furchen. Bei *Felis domestica* haben n. NOBACK et al.

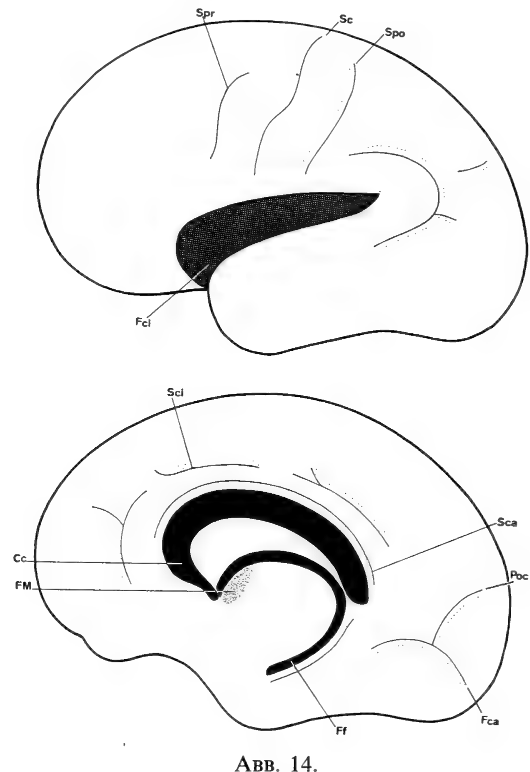


ABB. 14.

Furchung des menschlichen Hirns im 7. EMo nach Angaben i. KAHLE (1969) und LARROCHE (1967). Cc Corpus callosum, Fcl Fossa cerebri lateralis, FM Foramen interventriculare, Ff Fornixfasern, Fca Fissura calcarina, Poc F. parietooccipitalis, Sc Sulcus centralis, Sca Sulcus callosi, Sci S. cinguli, Spo S. postcentralis, Spr S. praecentralis

(1961 *b*) Feten near term ein noch lissencephales Gehirn. Nach TILNEY (1931) beginnt bei Stadien von 95 mm SST die Furchung mit der Genese der Fissura cruciata, der F. hippocampi und dem Sulcus callosus. Bei Neonaten von 120 mm SST sind weitere Fissuren entstanden, doch ist auch bei Kätzchen von 14 PN = Augenöffnen n. TILNEY die Oberflächengestaltung noch nicht abgeschlossen, und es sind lediglich die Hauptfurchen vorhanden.

d. *Augenöffnen und Bewegungsentwicklung*

Die Definition des Säugernestflüchters als eines Neonaten mit offenen Augen wurde von PORTMANN einerseits aufgrund der Beobachtung an niedrig cerebra-

TABELLE 4

Augenöffnen und Entwicklung des EEG

	Augenöffnen	erste Aktionsströme	EEG vom Adulttypus
[M]us musculus	12 PN	vor 7/8 PN, KOBAYASHI (1963)	16/17 PN n. KOBAYASHI (1963), Augenöffnen der verwendeten Mäuse: 14 PN!
[R]attus norvegicus	14 PN	3/4 PN n. CRAIN (1952)	10 PN n. CRAIN (1952); 8/11 PN n. SCHADÉ (1959)
[C]avia cobaya	55/58 ET	40/45 ET n. BERGSTRÖM et al. (1962)	7 .Wo n. BERGSTRÖM et al. (1962); 46 ET n. FLEXNER et al. (1950); 48 ET n. JASPER et al. (1937)
[O]ryctolagus cuniculus	10 PN	Neonatus n. LAGET et al. (1962)	10/12 PN n. SCHADÉ (1959); 14 PN n. PETERSEN et al. (1964); 9 PN n. LAGET et al. (1962)
[F]elis domestica	14 PN	7/8 PN n. ELLINGSON et al. (1960)	13 PN n. GROSSMANN, für Hören und Sehen; 14 PN n. PSCHEIDT (1966); 4 Wo n. PETERSEN et al. (1964); 3—4 Wo n. MARLEY et al (1963); nach 6 Wo ELLINGSON et al. (1960)
[C]anis familiaris	12/14 PN	1 PN n. DIPPERI (1964)	4/5 Wo n. CHARLES et al (zit i. SCHADÉ 1959); 4 Wo n. DIPPERI (1964)
Ovis aries	praenatal	64 ET n. PSCHEIDT (1966) 65 n. BERNHARD et al. (1967)	

lisierten *Eutheria*, vor allem *Cavia cobaya*, anderseits etwa der Neonaten der Huftiere gewonnen: beide Typen kommen mit offenen Augen zur Welt und zeigen adultähnliche Gestalt sowie Bewegungsreife. Das Studium der Tabelle 5 lehrt uns indessen, dass Augenöffnen nicht schlechthin Bewegungsmöglichkeit bedeutet und ausserdem, dass wir in den obengenannten Nestflüchtern zwar sehr ausgesprochene Vertreter dieses Ontogenesetypus vor uns haben, dass sie aber zwei Sondersituationen darstellen: *Cavia cobaya* ist niedrig cerebralisiert und öffnet zudem die Augen schon 13/10 Tage vor Geburt, die höher cerebralisierten Huftiere haben, wahrscheinlich nur mit Ausnahme der *Suidae*, ebenfalls ein intrauterines Augenöffnen, das längere Zeit vor Geburt erfolgt.

Wenn wir die Relation Nestflüchter (Bewegungsreife) — Augenöffnen untersuchen wollen, müssen wir Säuger wählen, die eben zur Zeit dieses Ereignisses auf ihre motorischen Fähigkeiten geprüft werden können. Im allgemeinen sind das *Eutheria*, die postnatale Lidtrennung aufweisen (Nesthocker) oder solche, welche die Augen unmittelbar bei Geburt öffnen.

Tabelle 4 mit den Angaben zur Entwicklung des EEG soll als Ergänzung dienen, die ich als Morphologin nicht weiter interpretiere. Es scheint mir vor allem der Umstand wichtig, dass Augenöffnen und reifer EEG-Typus bei *Mus, Rattus, Cavia, Oryctolagus*: bei niedrig cerebralisierten Vertretern zusammenfallen. Eine Verzögerung im Auftreten des Adultmusters gegenüber der Lidöffnung ist bei *Felis domestica* und bei *Canis familiaris* festzustellen, ähnlich wie wir sie im folgenden nun für die Bewegungsentwicklung feststellen werden.

1. *Bewegungsreife bei Säugern mit TI $\leqq$ 10*

Die in die Übersicht der Tabelle 5 einbezogenen *Marsupialia* sowie die niedrig cerebralisierten *Eutheria* weisen ohne Ausnahme bei Augenöffnen eine fortgeschrittene Bewegungsreife auf. Die Autoren betonen zum Teil ausdrücklich, dass das Ereignis eine vollständig neue Verhaltensphase einleite, indem nun ausser der Koordinierung der Bewegungen auch eine auffällig erhöhte motorische Aktivität festzustellen sei. Bei dem einzigen bekannten Nesthocker der *Xenarthra*: *Chaetophractus villosus* ist n. ENCKE (1965) selbständiges Herumgehen sogar schon mit 12 PN, das sind 20 Tage vor Augenöffnen, möglich. Auch für andere niedrig cerebralisierte Säuger werden erste koordinierte Bewegungen (kB) bereits für die Zeit vor Augenöffnen erwähnt, doch ist in allen diesen Fällen der zeitliche Abstand weniger bedeutend als bei *Chaetophractus villosus*.

2. *Zeitpunkt des Augenöffnens und Bewegungsmöglichkeiten bei Eutheria mit höherem TI*

Mit ansteigendem TI können wir laut Tabelle 5 feststellen, dass das Auftreten kB fortschreitend retardiert wird. Besonders deutlich ist die Verzögerung bei den *Fissipedia* zu beobachten. Es zeigt zum Beispiel die Reihe *Felis silvestris*, *F. lynx* und *Ursus arctos* folgende Zeitintervalle von Augenöffnen bis zum Auftreten ausgereifter Motorik: 25/30, 30/33, 30/60 Tage. In ähnlicher Weise wird auch die Funktionsreife des Sehens retardiert. *Thalarctos maritimus* hat n. STEINEMANN (1966) mit 27 PN die Augen ganz offen, aber erst mit 50 PN kommt Leben und Ausdruck in sie, mit 74 PN wandert schliesslich der Blick den Objekten nach. Ebenfalls über den Seheintritt des Eisbären äussert sich BURTON (1957). Die Augen des von ihm beobachteten Jungen blieben noch während 2 Wochen nach Lidöffnung glanzlos und wie erloschen und waren von bläulich milchiger Farbe. Das Einstellen des Blickes auf Objekte geschah erst nach Ablauf einer weiteren Zeitspanne. Die *Ursidae* zeigen gegenüber niedrig cerebralisierten Säugern sodann

TABELLE 5

Augenöffnen und Bewegungsentwicklung

kB: koordinierte Bewegung, vG: vor Geburt, Fettdruck: Zeit des Augenöffnens

<10	TI	Bewegungen vor Augenöffnen	AUGENOEFFNEN und Bewegungsmöglichkeiten
ARSUPIALIA [1]			
Marmosa cinerea BEACH (1934)			nach **54**, 6 Tage vorher erste kB
Didelphis virginiana		23 PN: Kriechen, 41 PN Fähigkeit zu wenig koordinierten Schritten LANGWORTHY (1927)	**58** MCCRADY (1938), 62 PN rasches Gehen möglich, LANGWORTHY (1927)
Dasyurus quoll HILL et al (1955)			**80** 75 PN erste kB
Potorous tridactylus, GUILER (1960)			**90 98** 105 PN erste kB
NSECTIVORA			
Echinops telfairi			**9/10** 12 PN 1. Verlassen des Nestes, HONEGGER (1966) **7 8** 10 PN Junge verlassen mit Mutter das Nest, GOULD et al. (1966)
Erinaceus europaeus, HERTER (1933)	4,27	rasches ungeschicktes Kriechen	**14** ÖSCHGER (i. Vorb.)
Paraechinus aethiopicus		18 PN selbständiges Gehen	**22** HERTER (1957)
Crocidura leucodon *(C. russula)*	2,34	9 PN rasches Laufen	**11** HERTER (1957)
Blarina brevicauda	3,29	15 PN 1. Verlassen des Nestes	nach **22** HAMILTON (1929)
Elephantulus intufi *(E. fuscipes)*	6,7		vG ? Junges läuft wenige Stunden n. Geburt rasch und zielgerichtet, HOESCH (1959)
DENTATA			
Chaetophractus villosus			**32** ab 12 PN selbständiges Herumgehen (ENCKE, 1965)
Dasypus novemcinctus	11,7		vG ? wenige Stunden n. Geburt Fortbewegung TABER (1945)
ROSIMIAE			
Tupaia glis	9,63		**14 20** 13 PN Laufen, 23 Verlassen des Nestes, SPRANKEL (1961)
Microcebus murinus	10,5		**4** 20 PN erste kB, PETTER (1962)
Lepilemur mustelinus			vG kB bei Geburt, PETTER (1962)
Cheirogaleus minor			**1** 11 PN erste kB, PETTER (1962)

[1] Nachdem die neugeborenen *Marsupialia* mit Hilfe der Vordergliedmassen kriechend den mütterlichen Beutel erreicht haben, ngen sie während der folgenden Entwicklungsperiode fast unbeweglich an der Zitze fest und machen dann die in der Tabelle kumentierte Bewegungsentwicklung durch

TABELLE 5 *(Fortsetzung)*

	TI	Bewegungen vor Augenöffnen	AUGENOEFFNEN und Bewegungsmöglichkeiten
RODENTIA			
Cricetus cricetus			**14** Verlassen des Nestes schon vor dem Augenöffnen, HEDIGER (1944)
Clethrionomys glareolus	4,07	5/6 PN Kriechen	**9/10** sobald Augen geöffnet, lebhaftes Herumlaufen, WRANGEL (1939)
Cl. rutilus			**10/11** 9 PN sehr aktiv, MORRISON et al (1954)
Dipodomys heermanni		3 PN Kriechen auf dem Bauch, 10 PN Bewegung auf allen Vieren	**15** 14 PN Stehen auf den Hinterbeinen, TAPPE (1941)
Neotoma f. floridana		4 PN Stehen, 9 PN erste kB	**16** HAMILTON (1953)
Acomys cahirinus			G Bewegungen am ersten Tag noch etwas unsicher, DIETERLEN (1961)
Mus musculus	3,85		**13/15** 16 PN freies Herumlaufen, MOHI (1952); FREYE (1950) 14 PN freies Herumlaufen, EIBL-EIB. (1950)
Rattus	5,5	11 PN k Gehen mit vom Boden abgehobenem Körper	**14** alle Bewegungen rasch, konstante Aktivität, TILNEY (1934)
Glis glis	6,11	ab 13 PN Kriechen auch mit den Hinterbeinen	**21** 20 PN kurzfristiges Verlassen des Nestes, 26 PN Klettern voll ausgereift KÖNIG (1960)
Oryzomys palustris exensis			**6** bei Augenöffnen Herumrennen, SVIHLA (1931)
Citellus francklini			**20** mit Augenöffnen beginnen die Jungen das Nest zu verlassen, SOWLS (1948)
Ondatra zibethica	8,00		**11/15** kurz vor Augenöffnen zum Schwimmen und Tauchen fähig, ERRINGTON (1939)
Lemmus lemmus			**10/12** Junge ab Augenöffnen zu selbständigem Leben fähig, FRANK (1962)
LAGOMORPHA			
Oryctolagus cuniculus	9,77	3 PN schwerfälliges Kriechen	**10** 9 PN Hüpfen, 13 PN Verlassen des Nestes, ORR (1942)
Lepus americanus (L. europaeus)	10,4)		G nach 2. PN freie Bewegungen, wenn gestört, ALDOUS (1937)

TABELLE 5 *(Fortsetzung)*

	TI	Bewegungen vor Augenöffnen	AUGENOEFFNEN und Bewegungsmöglichkeiten
I 10—20			
DENTATA			
Manis temminckii			vG unbeholfenes Kriechen auf allen Vieren, LANG (1956)
Bradypus infuscatus			vG 2.Wo Klettern im Fell der Mutter, HERBIG (1964)
ROSIMIAE			
Lemur macaco	18,5		vG erste kB 3.Woche, PETTER (1962)
Cheirogaleus minor			**1** erste kB 11 PN, PETTER (1962)
.ODENTIA			
Castor canadensis, C. castor	12,5		G Junge gehen sofort ins Wasser, erste Schwimmversuche, SCHINZ (1965)
Sciurus vulgaris	14,5	unbeholfenes Kriechen	**30** 30 PN schwankendes Kriechen, 35 Gehen mit abgehobenem Körper, LIEBERMANN (1930); 41 erstes Verlassen des Nestes, EIBL-EIBESFELDT (1951); 8 Wo Selbständigkeit, GEWALT (1952)
Glaucomys volans		3 Wo: Körper kann noch nicht vom Boden abgehoben werden	**28** nur Bewegungen im Nest, 5 Wo aktiv, freies Herumrennen, SOLLBERGER (1943); 44 PN Klettern, Springen, HATT (1931)
Tamiasciurus hudsonicus	14,5	19 PN k Kriechen	**27/30/35** 6—7 Wo erstes Verlassen d. Nestes, 1 Mo sehr aktiv, LAYNE (1954)
FISSIPEDIA			
Putorius putorius	13,2	6 PN strampelnde Bewegung der Vorderextremitäten	**29** 36 PN erstes k Laufen, GOETHE (1940); bei Augenöffnen Beginn gesteigerter Aktivität, EIBL-EIBESFELDT (1956)
P. eversmanni		unbeholfenes Kriechen	**30** Standfestigkeit erreicht, VOLCANEZKIJ (1934)
Mustela vison vulvilagus			**37** 42 unsicheres Herumlaufen, SVIHLA (1931)
TI höher 20			
CARNIVORA			
Felis silvestris	22,9	2 PN unbeholfenes Kriechen	**9/11** 16/20 erste kB, 35/40 Bewegungen ausgereift, LINDEMANN (1955)
Nasua narica (N. rufa)	22,9)		**4/5** 20 Bewegungen koordiniert 5 Wo Verlassen des Baumnestes, KAUFMANN (1962)

TABELLE 5 *(Fortsetzung)*

	TI	Bewegungen vor Augenöffnen	AUGENOEFFNEN und Bewegungsmöglichkeiten
Spilogale interrupta		Kriechen	**32** 37 Stehen, CRABB (1944)
Hyaena striata	22,9	bei Geburt völlig hilflos, GRIMPE (1917)	**8** H. brunnea
Potos flavus	24,5		**~25** 50 Gehen mit von der Unterlage abgehobenem Rumpf, POGLAYEN (1962)
Neofelis nebulosa			**~12** 4 Wo wackeliges Laufen, 5 Wo aufrechter Gang, auf den Hinterbeinen noch schwach, FELINDER (1968)
Vulpes vulpes	26,7		**14** TEMBROCK (1957) 24 erstes Verlassen des Nestes, HALTENORTH (1968)
Felis lynx	28,9		**16/17** 25/28 erstes k Gehen, 45/48 Bewe-gungen ausgereift, LINDEMANN (1955)
Canis familiaris MENZELL i. SCHNEEBELI (1958)			**12/14** 14 wenig koordinierte Bewegungsabläufe: Kriechen und Laufkriechen/4 Wo Beherrschung des Gleichgewichtes, motorische Reife, FOX (1968)
Canis lupus	25,7		**14** ? 19 erstes Verlassen des Höhle, SCHÖNBERGER (1965)
PRIMATES			
Callithrix jacchus	21,4		vG 25 erstes Klettern, GRÜNER et al. (1963); 4. Wo Klettern, FITZGERALD (1935)
Lemur variegatus	24,5		G 3 Wo erste kB, PETTER (1962)
TI über 30			
CARNIVORA			
Ursus americanus	33,5		**21/28** 9/10 Wo kB, SCHLOTT (1950)
Kodiakbär			**20/24** 7 Wo, erstes Stehen, RYSGAARD (1952)
Ursus arctos	38,5	Neonatus lebhafte unkoordinierte Gliedmassenbewegungen, RIESE (1942)	**26/28** 4½ Mo Motilität fast ausgereift, RIESE (1938 *a*, *b*) 2 Mo Gehversuche, 3 Mo Verlassen des Nestes, WACKERNAGEL (1968)
Thalarctos maritimus	44,6		**27** STEINEMANN (1966) **33** Gehen erst ab 50 PN, 70 PN selbständiges Gehen, BURTON (1957)

eine deutliche Retardierung auch im Funktionseintritt des Hörens. Während bei *Rattus* (CHALOUPKA, 1968; DIETERLEN, 1961), *Sciurus vulgaris* (EIBL-EIBESFELDT, 1951), *Didelphis virginiana* (McCLAIN, 1939) die Jungen schon einige Tage vor Augenöffnen hören, fallen bei *Felis domestica* n. WINDLE (1930) Hören und Lidöffnen zusammen, *Ursus americanus* indessen hört erst mit 6/8 Wo (SCHLOTT, 1950), das sind 3—4 Wo nach Augenöffnen, bei *Thalarctos maritimus* beträgt der Zeitabstand nach Angaben bei BURTON (1957) etwa 40 Tage.

Soweit Hinweise darüber bestehen, kann eine entsprechende Verzögerung auch für den Beginn des Fressens festgestellt werden. Niedrig cerebralisierte Nager beginnen bei Augenöffnen (Klammerwert) frühestens zu fressen: *Mesocricetus auratus* (12 PN n. DIETERLEN (1961) mit 12 PN, *Mus musculus* (12/14 PN) n. MOHR (1952) mit 15 PN, *Clethrionomys rutilus* (10/11 PN) n. MORRISON et al. (1954) mit 15 PN; *Thalarctos maritimus* hingegen (21/26) frisst n. KOSTJAN (1934) erst im 4. Monat.

Es zeigt sich damit bei den *Fissipedia* eine Verzögerung der Funktionsreife des Zentralnervensystems an, die umso ausgesprochener ist, je höher der Adult-TI liegt.

3. *Augenöffnen und Bewegungsmöglichkeiten bei den Primaten*

Viele Primaten-Neonaten und besonders der neugeborene Mensch zeichnen sich trotz offener Augen durch eine so ausgesprochene motorische Unreife aus, dass PORTMANN für sie den Begriff des sekundären Nesthockers geprägt hat. Die Interpretation des im 4. Teil ausführlich besprochenen O-Typus wird am ehesten von der Situation der hoch cerebralisierten *Fissipedia* her möglich. Stellen wir uns vor, der Braunbär würde wie viele Primaten unmittelbar bei oder kurz nach Augenöffnen geboren, so hätten wir auch hier einen Neonaten mit zwar offenen Augen aber unreifer Motorik vor uns. M.a.W.: was am O-Typus der Primaten als Besonderheit auffällt, ist in Wirklichkeit wahrscheinlich eine mit andern *Eutheria* gemeinsame Situation, falls bei gleicher Adultcerebralisation der Geburtszeitpunkt relativ zum Augenöffnen ein übereinstimmender ist. Würde *Bos taurus* schon nach 180 ET (Augenöffnen n. ADDISON, 1921) statt nach 285, *Phoca vitulina* nach etwa 225 (Augenöffnen n. MOHR, 1965) statt nach 330 Tagen geboren, so würden sich derartige Neonaten vermutlich durch eine ähnliche Bewegungsunreife auszeichen, wie sie die höher cerebralisierten *Fissipedia* charakterisiert. Bei *Sus scrofa*, wo die Lidöffnung um 105 ET (HESS, 1921) und die Geburt um 112/115 Tage (ASDELL, 1964) stattfindet, liegt ein derartiger Fall tatsächlich vor. Nach GRZIMEK (1968) bleiben die Frischlinge des Wildschweins während der ersten Tage ständig im Nest, bleiben eng nebeneinander aufgereiht darin liegen und wärmen sich. Das erste Verlassen des Nestes in Begleitung der Mutter geschieht etwa nach einer Woche. Das Eintreten koordinierter Bewegungen etwa 17 Tage nach Lidtrennung entspricht bei einem TI von 22,7 etwa den Verhältnis-

sen von *Felis domestica* mit TI 19,5 wo Bewegungsreife ungefähr 14 Tage nach Augenöffnen festzustellen ist.

Da die Angaben zur Bewegungsentwicklung der Primaten zum Teil sehr neuen Ursprungs und vielleicht einem grösseren Leserkreis noch nicht zugänglich geworden sind, will ich die Dokumentation nicht in Form einer Tabelle, sondern eines möglichst ausführlichen Textes geben, der in Klammer gesetzt, die Werte für den TI des Adulttieres n. MANGOLD (1966) enthält. Für die Beurteilung der Situation sind auch hier vorab jene Formen wichtig, die noch als Nesthocker geboren werden, weil bei ihnen etwaige Verhaltensänderungen bei Augenöffnen direkter Beboachtung zugänglich sind. Mit geschlossenen Augen kommen zur Welt *Tupaia glis*, *Microcebus murinus*, *Lemur variegatus* und *Cheirogaleus major*.

Tupaia glis (9,63) mit Augenöffnen 14/20 Tage nach Geburt beginnt n. SPRANKEL (1961) mit 19 Tagen mit abgehobenem Körper zu laufen. Zwischen 24 und 27 PN wird das Nest verlassen und sind am Boden gut koordinierte Bewegungen möglich. Am 30. PN beginnen die Jungen zu klettern. *Microcebus murinus* (10,5) ist n. PETTER (1962) nach Geburt noch unfähig zum Herumkriechen und lediglich imstande, beim Suchen der mütterlichen Zitze sich unter die Mutter zu drängen. Während der ersten vier Tage erfolgt das Augenöffnen, vier Tage später klettern die Jungen der Mutter auf den Rücken, 10 Tage nach Geburt sind aber koordinierte Bewegungen noch nicht festzustellen. Mit 20 PN, rund 16 Tage nach Augenöffnen ist Gehen, mit 25 PN Springen und Laufen möglich. Das selbständige Fressen beginnt mit 3—4 Wochen. *Cheirogaleus major* dürfte bezüglich der Evolution des O-Typus ein besonders wichtiges Dokument darstellen; er scheint mit kurz nach Geburt erfolgendem Augenöffnen am unmittelbaren Übergang zum Nestflüchter zu stehen, wenn es sich herausstellen sollte, dass noch ein niedriger TI vorliegt. Nach PETTER (1962) ist nämlich schon am ersten Tag Kriechen möglich, mit 1 PN erfolgt das Augenöffnen; koordinierte Beinbewegungen sind zwar auch am 2. PN noch nicht vorhanden, mit 11 Tagen ist jedoch bereits Klettern möglich. Augenöffnen und Bewegungsreife scheinen hier noch ziemlich nahe beisammen zu liegen. Anders verhält sich der ebenfalls mit geschlossenen Augen geborene und einen TI von 24,5 aufweisende *Lemur variegatus*; hier ist n. PETTER (1962) eine starke Retardierung in der Bewegungsentwicklung festzustellen. Mit 5 Wo erst ist ungeschicktes Klettern auf einem Ast möglich.

Lepilemur mustelinus mit n. PETTER (1962) bei Geburt offenen Augen vermag sich ohne Hilfe an einem Ast festzuhalten und n. PETTER (1965) sogar daran herumzuklettern. Trotzdem verbringt das Junge die ersten Tage am Bauch der Mutter und beschäftigt sich während der meisten Zeit mit Trinken. Nach 1 Mo ist rasches Klettern und sogar Springen von Ast zu Ast möglich. Der Adult-TI ist bei MANGOLD nicht aufgeführt. *Lemur macaco*, ebenfalls mit offenen Augen zur Welt kommend und mit einem TI von 18,5 zeigt eine ähnliche Verlangsamung in der Bewegungsreifung. *L. macaco*, *L. fulvus* und *L. catta* beginnen n. PETTER (1962)

nach 3 Wochen Aufenthalt am Bauch der Mutter diesen zu verlassen und ihr auf den Rücken zu klettern. Von hier aus unternehmen sie Streifzüge in die Umgebung und verlieren noch öfters das Gleichgewicht; mit 6 Wochen erreichen sie vollständige Unabhängigkeit. *Galago senegalensis* (TI 14,4) mit n. Angaben von BUTLER (1960) bereits vor Geburt sich öffnenden Augen ist n. LOWTHER (1940) schon als Neonatus zum Stehen auf allen Vieren fähig und kann senkrechte Flächen ersteigen. Von *Galago senegalensis bradfieldi* hingegen berichtet SAUER (1968), dass die Augen sich zwar am ersten Tage öffnen, dass aber der Neonatus hilflos im Nest liege. Mit einer Woche erst gelingt das Klettern auf den Rücken der Mutter, mit zwei Wochen kommt das Junge unsicher aus dem Nest hervor. *G. crassicaudatus monteiri* verhält sich n. SAUER ähnlich wie der von LOWTHER oben beschriebene Fall. Der neugeborene *Tarsius spectrum* (TI 16,6) ist n. LE GROS-CLARK i. LOWTHER (1940) noch unsicher, kann aber ebenfalls senkrechte Stämme erklettern und sich vorsichtig, wenn auch zögernd im Astwerk bewegen.

Zusammenfassend lässt sich zur Bewegungsentwicklung der *Prosimiae* sagen, dass sie durchaus jener von gleichhoch cerebralisierten *Eutheria* anderer Gruppen zu vergleichen ist. Die niedrigere Adult-TI aufweisenden *Tupaia glis*, *Galago crassicaudatus*, *Tarsius spectrum*, (*Cheirogaleus major*, TI unbekannt) zeigen Beginn koordinierter Bewegungen zur Zeit des Augenöffnens oder kurz nachher, die höher cerebralisierten weisen eine Verlangsamung in der Bewegungsreifung auf, die in ihrem Ausmass jene von *Felis silvestris* und *F. lynx* nicht überschreitet. Eine unvergleichbar starke Retardierung relativ zum Adult-TI weist hingegen *Microcebus murinus* auf.

Für die *Simiae* sind Vergleichspartner anderer Gruppen viel schwieriger zu finden, weil einerseits die genaue Zuordnung von Augenöffnen und Geburtsmoment bei den Primaten sowohl als bei den höher cerebralisierten Vertretern anderer Gruppen noch relativ unbekannt ist und weil anderseits genaue Angaben zur Bewegungsentwicklung noch wenig zahlreich sind. Selbst das sehr gewissenhaft und umfassend dokumentierte Handbuch von NAPIER et al. (1967) enthält für die *Simiae* ganz wenig Hinweise zur Bewegungsentwicklung.

Nach BURTON (1957) sind neugeborene *Aotes trivirgatus* (TI 28,2) sofort fähig, sich an die Mutter anzuklammern, aber während etwa drei Wochen recht hilflos. Dann erfolgt eine rasche Veränderung und Beginn des Laufens. Obwohl die mit offenen Augen zur Welt kommenden Nachtaffen schon am 1. Tag auf Licht reagieren, werden Gegenstände erst in der zweiten Woche fixiert. Der ebenfalls mit offenen Augen geborene *Callithrix jacchus* (TI 21,4) ist n. LUCAS et al. (1927) fähig, vom Vater auf die Mutter hinüberzuklettern, wenn er von dieser gesäugt werden soll. Schon während der ersten 48 Stunden krabbelt n. FITZGERALD (1935) das Baby ohne Hilfe der Mutter auf deren Bauch herum. Das Klettern von ihrem Rücken auf jenen des Vaters ist nach diesem Autor nach dem 4. PN möglich. Mit 2 Wochen folgen die Augen den Bewegungen anderer Tiere, in der 3.Wo beginnt

das Spielverhalten. Nach Grüner (1963) ist indessen noch am 25. PN erst ein unbeholfenes Klettern ausgebildet. Das Kind von *Cebus apella* (TI 67,6) klammert sich n. Heinemann i. Grzimek (1968) während der ersten fünf Wochen ununterbrochen am Körper der Mutter fest und beginnt hierauf, in ihrer Nähe herumzuturnen. Bei den ersten Kletterversuchen hält das Weibchen das Kleine oft mit dem Fuss am Schwanz fest, um ein weites Entfernen zu verhindern. Nach der 8. Wo setzt freiere und selbständigere Bewegung ein, das Kind lässt sich trotzdem noch gern herumtragen. Das Junge von *Leontideus rosalia* (TI 25,1) klettert n. Wendt i. Grzimek (1967) sofort nach der Geburt auf die Mutter, klammert sich an ihrem Hinterleib fest und kriecht zum Saugen alle zwei Stunden an ihre Brust. Auch andere Familienmitglieder beteiligen sich am Herumtragen. Nach 4 bis 10 Tagen steigt es endgültig auf den Vater, der das Kleine der Mutter nur noch zum Säugen überlässt. Im Alter von 3 bis 5 Monaten beginnt es selbständig zu werden. *Macaca mulatta* (TI 52,5) mit Augenöffnen um 135/140 ET (Hines, 1940) und Geburt nach 165 Tagen verhält sich n. Beg et al. (1965) schon am 2. Tag recht aktiv, bewegt Kopf und Gliedmassen und beantwortet Aussenreize. Am 3./4. PN beginnt das Junge herumzuklettern und reagiert auf Schatten von über ihm wegfliegenden Vögeln, die Hinterextremitäten machen bei den Bewegungen aber noch nicht ganz mit. Mit 7 PN kriecht es auf kurze Strecken von der Mutter weg, mit 3 Mo verlässt es sie, um mit andern Kindern zu spielen. Die Bewegungsreife wird mit spätestens 3½ Mo nach Augenöffnen erreicht; das entspricht noch durchaus der Zeit, die n. Riese (1939) *Ursus arctos* für seine Bewegungsentwicklung nach Lidöffnen notwendig hat. *Macaca radiata* kriecht n. Simonds (1965) am ersten Tag an den Unterbauch der Mutter und hält sich dort fest, ohne unterstützt zu werden. Schon wenn das Kind 2 Mo alt ist, lässt diese es im Busch liegen, wenn sie Futter suchen geht. Bei *Papio* (TI: m von 4 Arten 63,3) klettert das Kind wenige Stunden nach Geburt auf die Mutter und bleibt während der ersten Tage, an Bauchhaar und Zitze hängend, ununterbrochen in allernächstem Kontakt mit ihr (de Vore, 1963). Sie unterstützt nach weiteren Angaben bei de Vore et al. (1965) beim Sitzen mit der einen Hand den Kopf des Kindes, mit der Oberseite ihres Fusses seinen Rumpf. Die lokomotorische und sensorische Koordination beginnt sich nach 5 Wo zu entwickeln, das Junge entfernt sich jedoch lediglich für kurze Zeit von der Mutter und wird von ihr immer wieder zurückgerufen. Zwischen 4. und 6. Mo beginnt es, feste Nahrung zu sich zu nehmen. Bei *Ateles geoffroyi* (TI: Mittel zweier anderer Arten 61,3) dauert n. Carpenter (1935) die Zeit des engen Bauchkontaktes etwa 4 Wochen.

Cercopithecus ascanius mit einem um 50 liegenden TI (*Cercopithecidae:* Mittel von 5 Arten 48,5) hat n. Haddow (1952) schon wenige Tage nach Geburt die Fähigkeit zum Gehen with a fair degree of muscular coordination. Die Bedeutung dieser Situation kann aber nicht ermessen werden, weil wir den Zeitpunkt des intrauterinen Augenöffnens nicht kennen. Bei *Cercopithecus*

callitrichus (=*C. aethiopicus*) wird n. SCHLOTT (1956) das sehend geborene, noch äusserst spärlich behaarte Junge von der Mutter am Bauch getragen und während der ersten 10 Tage beim Klettern und Springen mit einer Hand festgehalten. *Erythrocebus patas* lebt n. HALL et al. (1965) während einer Woche in engem Bauchkontakt, schon nach dieser Zeit ist eine gewisse Selbständigkeit erreicht und ist das Junge zu wenigen Schritten fähig.

Nach Beobachtungen an freilebenden Tieren ist n. ULLRICH (zit. n. FIEDLER et al., i. GRZIMEK, 1968) bei *Colobus abyssinicus caudatus* ebenfalls noch eine relativ rasche postnatale Bewegungsentwicklung vorhanden. Das Neugeborene wird am Bauch getragen, den Kopf an der mütterlichen Brust. Während der ersten Tage wird das mit Händen und Füssen sich seitlich im Fell anklammernde Kind bei rascher Fortbewegung von der Mutter mit einer Hand festgehalten, schon nach einigen Tagen wird diese Hilfe jedoch überflüssig. Im Alter von einer Wo bewegt sich das Junge frei im Schoss der Mutter und will sich während der nächsten Wochen immer wieder entfernen. Mit 5 Wo klettern *Colobus*-Kinder auf erwachsenen Artgenossen herum und führen dabei froschähnliche Sprünge aus. Von *Semnopithecidae* kann ich einige Daten zum intrauterinen Augenöffnen mitteilen. RICKENMANN (1957) beschreibt einen 155 mm langen Feten von *Semnopithecus melalophus*, der offene Augen und ein geschätztes Alter von 105/130 ET hat. Bei *Semnopithecus nasicus* sind nach einer Abbildung i. WIEDERSHEIM (1901) die Lider bei einem Stadium von 142 mm SST voneinander getrennt. *Semnopithecus priam thersites* hat offene Augen bei 135 mm SST (HILL 1937) und einem Alter zwischen 90 und 115 ET (RICKENMANN, 1957). Bei einer Tragzeit von etwa 170 Tagen könnte relativ fortgeschrittene Bewegungsreife bei Geburt erwartet werden. Das ist tatsächlich der Fall. Nach WENDT i. GRZIMEK (1968) sind die Hulman-Neonaten (Hulman = Untergattung *Semnopithecus* mit einer Art: *Presbytis entellus*) zwar hilflos und in den ersten Tagen nach Geburt völlig auf das Anklammern und Saugen an der Mutter eingestellt; in der 2. Wo halten sie sich bereits auch an andern Gruppenangehörigen fest; in der 2. und 3. Wo werden erste Kriech- und Laufversuche gemacht, und anfangs der 4. Wo beginnen sie sogar schon zu klettern. 2 Mo nach Geburt ist die Motorik völlig ausgereift.

Hylobates-Arten scheinen die Augen eher spät in der Ontogenese und etwa zur Zeit der Geburt zu öffnen. Nach Angaben in SCHWALBE (1911) haben Stadien von 222 mm SST (*Hylobates sp.*) und von 215 mm (*Hylobates syndactylus*) noch verwachsene Lider. Der von DENIKER (1886) beschriebene *Hylobates lar* (*H. agilis*?) hat mit 200 mm SST und n. RICKENMANN (1957) 7/8 EMo Alter offene Augen; IBSCHER (1967) beschreibt einen Neonaten von 190 mm. *Hylobates pileatus* hat n. SCHULTZ (1926) bei Geburt eine Länge von 198 mm SST. Die Bewegungsentwicklung eines etwas zu früh geborenen Hybriden von *H. agilis* (♂) und *H. leuciscus* (♀) wurde von STEINER (1949; n. HARMS, 1956) beobachtet. Der Gibbon-Neonatus ist vollständig hilflos und sitzt versteckt in der Oberschen-

kelgrube der Mutter. Erst mit 4 Mo werden Gegenstände fixiert, wird die Mutter erstmals kurz verlassen und mit den Händen gespielt. Mit 6 Mo erfolgt die erste Aufnahme fester Nahrung. Doch sind im ersten Jahr noch nicht einmal koordinierte Laufbewegungen auf allen vieren, sondern lediglich unbeholfene froschähnliche Sprünge möglich. Die Fähigkeit zum adultgemässen Schwingen und Klettern wird am ende des zweiten Jahres erreicht.

Pongo pygmaeus (TI 70,3) öffnet die Augen n. TRINCHESE (1870) bei etwas mehr als 185 mm SST messenden Feten, das ist n. Angaben in CURGY (1965) gegen Ende der Ontogenese. Das Kind wird nach einer Tragzeit von 255/275 Tagen n. HARRISON i. GRZIMEK (1968) in völlig hilflosem Zustand zur Welt gebracht, kann sich im Fell der Mutter zwar festhalten, muss aber von ihr gestützt werden. Detaillierte Beobachtungen zur weiteren Entwicklung der lokomotorischen Fähigkeiten konnte ich nicht finden. Für *Pan troglodytes* (TI 68,2) gibt BOLK (1926) für Stadien von 185 mm und n. CURGY (1967) einem Alter von mehr als 215 ET die Existenz der Lidspalte an. Das Augenöffnen erfolgt beim Vorliegen einer Tragzeit von 225 ET (NAPIER et al., 1967) 10 und mehr Tage vor Geburt. Nach GOODALL (1965) sind Schimpansenkinder vollständig von ihrer Mutter abhängig, an der sie sich feshalten. HEDIGER et al. (1962) berichten, dass die Mutter das 3 Mo alte Junge allein am Zoo-Gitter stehen lässt, dass es 20 Tage später erstmals am Gitter hochklettert und an Bananen zu knabbern beginnt. Mit 6½ Mo geht das Kind aufrecht, wenn es von der Mutter an beiden Händen geführt wird, mit 7¼ Mo sind die ersten quadrupeden Schritte möglich. Unabhängigkeit von der Mutter wird n. GOODALL (1965) erst mit 2½/3 Jahren erreicht. *Gorilla gorilla* (TI 66,1) öffnet die Augen wahrscheinlich ebenfalls spät in der Ontogenese. BOLK (1926) erwähnt zwar für seinen Feten von 170 mm SST die Lidspalte, RICKENMANN (1957) gibt indessen für dieses Stadium mit einem Alter von 5½ Mo noch geschlossene Lider an. Zur postnatalen Entwicklung des Berggorilla (*G. g. beringei*) stehen von SCHALLER (1965) Beobachtungen an wildlebenden Tieren zur Verfügung. Im Unterschied zu den oben erwähnten Neonaten ist der neugeborene *Gorilla* noch nicht fähig, sich im Fell der Mutter festzuhalten. Die Mutter unterstützt das Kind während 3 Mo mit einem oder mit beiden Armen am Nacken. Erst mit 1 Mo ist das Junge fähig, sich solange selbständig an ihr festzuklammern, dass sie mit Hilfe beider Arme klettern kann. Früher als beim Schimpansen, hier mit 3 dort n. GOODALL (1965) mit 6 Mo ist Reiten auf dem Rücken der Mutter möglich. Zur gleichen Zeit setzt diese ihr Kind am Boden nieder und lässt sich von ihm kriechend folgen; beim Schimpansen ist Sitzen auf Zweigen neben der Mutter n. GOODALL (1963) gegen 6 Mo möglich. Im Alter von 6/7 Mo laufen und klettern die Gorilla-Jungen selbständig, während gleichalte Schimpansen n. HEDIGER (1962) lediglich auf allen Vieren zu gehen imstande sind. SCHENKEL (1960) beobachtet bei dem von Menschen aufgezogenen Gorilla-Mädchen Goma, dass erstes Sitzen mit 2 Mo noch nicht möglich ist und dass koordinierte Bewegungen

erste ende des 2. Mo mit Sicherheit festzustellen sind. In seiner Studie von 1964 gibt er ausser zu Angaben über Goma weitere über den inzwischen zur Welt gekommenen und von seiner und Gomas Mutter aufgezogenen männlichen Jumbo. SCHENKEL stellt wie SCHALLER fest, dass funktionstüchtiges Anklammern noch nicht beim Neonaten, sondern bei Jumbo erst mit 6 Tagen möglich ist. Die Augen werden während der ersten Tage gegen eine Lichtquelle oder gegen ein zugewendetes Gesicht gerichtet. In der 11. Wo geschieht ein Aufrichten zur Kauerstellung, im Alter von 3 Mo kann Jumbo stehen; mit etwa 4 Mo (das sind etwa 5 Mo nach Augenöffnen) wird eine „zwar noch unbeholfene" Technik des Kletterns erreicht und parallel dazu die Fortbewegung am Boden als eine Art Kriechen. Die artgemässe vierbeinige Gehweise wird von Jumbo mit 5 Mo beherrscht.

Wenn wir die aufgeführten Beispiele nochmals durchgehen, scheint die bei den *Prosimiae* bereits festgestellte mit fortschreitender Adultcerebralisierung je ausgeprägtere Retardierung in den Reifungsprozessen der Motorik auch bei den *Simiae* vorhanden. Ob die Verlangsamung den bei andern hoch cerebralisierten *Eutheria* intrauterin durchlaufenen Verhältnissen entspricht, müssten Untersuchungen an Feten von Nichtprimaten entsprechender Adult-TI erweisen.

II. ZUR PHYLOGENESE DER HIRNENTWICKLUNG: EVOLUTION GRÖSSERMASSIGER GEHIRNE

Nach der Praezedenzregel von PORTMANN geht in der Stammesgeschichte der Vergrösserung des Gehirns die Phylogenese zu höherem Ontogenesetypus voraus: der Nesthocker evoluiert zum Nestflüchter, ohne seinen TI zu steigern. Eine Zunahme des Hirnvolumens geschieht erst innerhalb der *Eutheria*-Nestflüchter. Infolgedessen gibt es Nestflüchter mit noch sehr niedrigem TI und es realisieren-bei durchgängiger Gültigkeit der Regel- alle *Eutheria* mit einem TI > 10 den Nestflüchtertypus. Die erste Feststellung wird durch Tab. 6 belegt: die Evolution zum höheren Ontogenesetypus geschieht vor Vergrösserung des TI. Indessen haben nicht alle *Eutheria* mit angestiegenem TI zuerst den Status des Nestflüchters durchlaufen. Es liegen in den Nesthockern mit TI > 10 einige Ausnahmen zur Praezedenzregel vor, welche die *Sciurumorpha* (TI 12,1) sowie eine Grosszahl der *Fissipedia* (TI 26,4) betreffen. Unter ihnen sind seit der Kenntnis des Problems vor allem die *Ursidae* mit 38,0 als von der Regel abweichend aufgefallen. Es erhebt sich damit die Frage, worin die Ausnahme bestehe.

Wir verfolgen im vorliegenden Teil die Hirnentwicklung von *Ursus arctos*, um eventuell einen von andern höher cerebralisierten *Eutheria* abweichenden Verlauf festzustellen Im 3. Teil werden wir die Zeitverhältnisse dann näher zu prüfen haben.

TABELLE 6

Cerebralisationswerte von Nesthockern und primitiven Eu-Nestflüchtern (TI n. MANGOLD 196

		INSECTI-VORA	CHIRO-PTERA	RODEN-TIA	LAGO-MORPHA	PRO-SIMIAE	XE AR
NEST-HOCKER	*Sorex minutus*	1,86					
	S. araneus	2,27					
	Neomys fodiens	2,44					
	Crocidura russula	2,34					
	Blarina brevicauda	3,29					
	Nyctalus noctula		2,73				
	Myotis myotis		3,48				
	Mus musculus			3,85			
	Microtus agrestis			3,98			
	Clethrionomys glareolus			4,07			
	Oryctolagus cuniculus (dom.)				8,09		
	Tupaia glis					9,63	
	Microcebus murinus					10,5	
primitive EU-NEST-FLÜCHTER	*Acomys cahirinus dimidiatus*			um 4?*			
	Elephantulus fuscipes	6,7					
	Cavia cobaya			6.0			
	Lepus europaeus				10,4		
	Dasypus sexcinctus						9
	D. villosus						11
	D. novemcinctus						11
	Bradypus tridactylus						11

* Bei einem durchschnittlichen Körpergewicht von 58 und einem Hirngewicht von 0,86 g (RUCH, 1969) dürfte der Index in der Nähe von 4 liegen. Seine Berechnung ist mir nicht möglich, da mir die Werte der Hirnabschnitte unbekannt sind.

Wir vergleichen zunächst das bei Lidverschluss realisierte Hirnstadium mit jenem der übrigen *Eutheria.* In Tabelle 1 habe ich bereits kurz den von SCHULTZE (1914) beschriebenen sehr jungen Bärenembryo von *Ursus arctos* mit 35 mm SST und noch nicht völlig verwachsenen Lider aufgeführt. Der Autor geht zwar auf den Hirnzustand im einzelnen nicht ein, aus den Abbildungen geht jedoch hervor, dass es sich um ein Stadium mit Merkmalen handelt, die jenen der Feten mit eben geschlossenen Augen schon sehr nahestehen. Bei Bärenfeten mit vollständig verwachsenen Lidern dürfte volle Übereinstimmung mit andern *Eutheria* zu erwarten sein.

Als weiterer ist in der Literatur der Hirnzustand neugeborener Bären dokumentiert. Abbildung 15 zeigt aus eigenem Material das Hirn von *Ursus arctos.* Die noch lissencephalen Hemisphären decken das Diencephalon vollständig, der hintere Abschnitt des Tectum mesencephali liegt jedoch noch frei. Der Vermis ist bereits stark strukturiert, auf die Cerebellum-Hemisphären haben die Furchen erst teilweise übergegriffen und sind hier beträchtlich seichter. In der Seitenansicht

fällt ausser dem stark rostral liegenden Bulbus olfactorius die deutliche Fissura rhinica auf. Der Medialschnitt zeigt die schon mächtige Ausbildung des Corpus

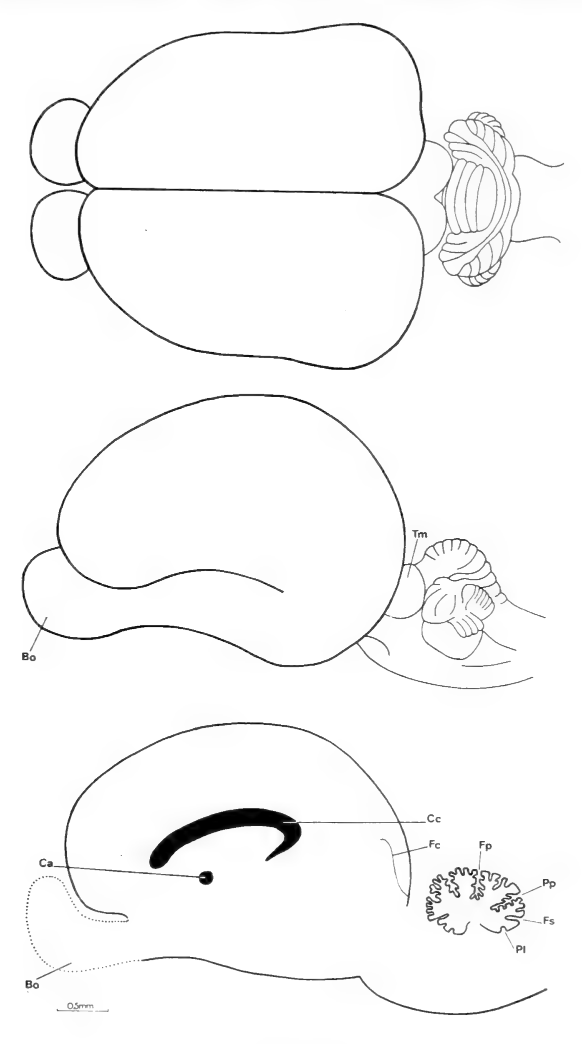


Abb. 15.

Hirn eines neugeborenen *Ursus arctos* von 226 mm SSTR
a und b nach eigenem Material gezeichnet, in c ist die mediale Cerebellum-Ansicht nach Schnitten dargestellt, die übrigen Regionen sind nach Schnitten des schlecht fixierten Hirns im Vergleich mit den Abbildungen i. Anthony (1924) gezeichnet.

callosum, besonders sein rostrades und caudades Ausgreifen über die Commissura anterior. Nach Anthony (1928) sind bei einem neugeborenen Eisbär an der Medialseite des Grosshirns die F. calcarina und die F. hippocampi ausgebildet. Zur Strukturierung des Neonaten-Gehirns macht Riese (1942) folgende Angaben:

Am besten ist das Mesencephalon differenziert, das völlig ausgereifte Zellen enthält, auch in den dorsolateralen Regionen des Zwischenhirns sind weit entwickelte Zellen festzustellen. Die Hemisphären von *Ursus arctos* lassen n. RIESE (1939) eine noch kompakte Rindenplatte erkennen; ihre Elemente enthalten Protoplasma, jedoch noch keine NISSL-Schollen. In ihrer unmittelbaren Nachbarschaft fallen stärker differenzierte Zellen als Anlagematerial der Schicht 5 auf.

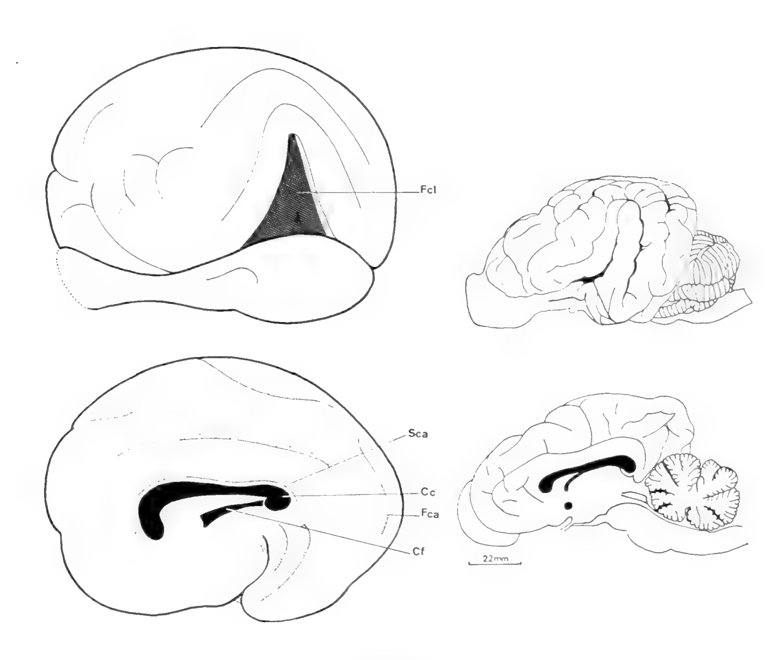


ABB. 16.

Hirn eines dem Augenöffnen nahen *Ursus arctos* im Vergleich mit der Adultsituation Seitenansicht eines weiblichen Stadiums von 22 PN, mediale Ansicht eines männlichen von 21 PN n. ANTHONY et al. (1926). Adulthirn n. BRAUER et al. (1970).

Das Bestehen einer n. STARCK (1956) noch mächtigen Matrix braucht nicht zu erstaunen; wir sahen S.531, dass Matrixaufbrauch, *Homo sapiens* eingeschlossen, erst in der Zeit unmittelbar vor Augenöffnen stattfindet. Auch im Bulbus olfactorius von *Ursus arctos* kann noch Matrix und ein mit dem Hemisphärenventrikel in Verbindung stehender Spaltraum festgestellt werden. Meine eigenen Schnitte eines schlecht erhaltenen Hirns geben zu Aussagen über den Rindenaufbau nichts her. Im Cerebellum kann lediglich die färberisch hervorgehobene Dreischichtung in Str. granulare externum, Molekularschicht und innere Körnerschicht festgestellt werden. Die Myelinierung im Hirnstamm entspricht n. RIESE (1942) etwa jenem von *Felis domestica* unmittelbar vor Geburt oder demjenigen eines *Didelphis*-Beuteljungen von 41/46 PN (Tab. 2).

Für eine Gegenüberstellung mit andern *Eutheria* ist ausser dem Lidverschluss-Stadium vor allem die Situation des Gehirns bei Augenöffnen wichtig. Ich fand dafür einige Angaben bei ANTHONY et al. (1926). Sie beschreiben den äusseren Aspekt des Hirns eines *Ursus arctos* von 21 und jenes eines Bärensäuglings von 22 PN; das Augenöffnen derartiger Stadien liegt nahe bevor, es erfolgt n. STARCK (1956) mit 26/29 PN. Abbildung 16 gibt die Seitenansicht des Gehirns eines Weibchens von 22 sowie die mediale Ansicht des Hirns eines Männchens von 20 PN wieder. Die Reliefbildung der Hemisphärenoberfläche ist eine relativ fortgeschrittene, der Vergleich mit dem Adulthirn zeigt, dass die Hauptfurchen vorhanden sind, es ist aber die Fossa cerebri lateralis noch offen. Das Corpus callosum hat Adultausdehnung erreicht.

Um den normalen Verlauf der Bären-Hirnentwicklung in allen Punkten mit jener eines Nestflüchters zu parallelisieren, müssten wir etwa mit gleich hoch cerebralisierten *Pinnipedia* vergleichen können (Material- und Datierungsschwierigkeit). Nachdem wir aber für Lid-Verschluss- und für Augenöffnungs-Stadien die im Abschnitt 1 erarbeiteten Übereinstimmungen kennen, lässt sich dieses abgekürzte und vorläufige Vergleichsverfahren rechtfertigen. Was mir trotz der genannten Übereinstimmungen als aussergewöhnlich auffällt, ist der hohe Vermehrungsfaktor bei Geburt (Tab. 3), d.h. die geringe Massenentwicklung des Gehirns während der praenatalen Zeit.

ZUSAMMENFASSUNG ZU TEIL 2

1. Für ein vergleichendes Studium der Hirnentwicklung und der Ontogenesetypen stellen sich als besonders wichtige Stadien jenes bei Lidverschluss sowie das bei Augenöffnen realisierte heraus. Bei Lidverschluss ist unabhängig von der adult vorhandenen Hirnmasse und unabhängig von den gleichzeitig realisierten Gestaltmerkmalen ein je übereinstimmendes Merkmalskorrelat in Strukturierung und Topografie von Bulbus olfactorius, Hemisphären und Cerebellum ausgebildet.

2. Die bei Augenöffnen realisierten Verhältnisse lassen sich weniger ausreichend dokumentieren. Es wird aus den Studien an eigenem Material und aus den Angaben in der Literatur folgende Situation als wichtig erkannt: bei ähnlich fortgeschrittener Schichtung im Bulbus olfactorius, in Retina, Neocortex und im medialen Cerebellum sowie ähnlich fortgeschrittener Strukturierung der Nervenzellkörper steht die Ausbildung der Dendriten und ihrer spines im Hemisphären-Cortex umso stärker im Rückstand, je höher der TI eines Vertreters liegt.

3. Aussagen zur Bewegungsentwicklung verschiedenster Autoren für unterschiedlich hoch cerebralisierte Nesthocker und Nestflüchter lassen erkennen, dass die Reifung der Motilität umso langsamer erfolgt, je höher der TI in der Stam-

mesgeschichte ansteigt. Die relativ früh nach Augenöffnen geborenen und durch ihre Bewegungsunreife besonders auffallenden Primaten werden in diesem Zusammenhang möglichst ausführlich dokumentiert.

4. Die Ausnahmen zur Praezedenzregel werden besonders am Beispiel der *Ursidae* diskutiert. Es stellt sich im Zusammenhang mit der Hirndifferenzierung heraus, dass die hoch cerebralisierten Nesthocker im wesentlichen ihrer Entwicklung sich von den Nestflüchtern nicht unterscheiden. Lediglich der sehr hohe Vermehrungsfaktor bei Geburt und die frühe Strukturierung des medialen Cerebellum dürften allenfalls Besonderheiten darstellen.

5. Die erstrebte Zusammenschau von morphologischen und funktionellen Sachverhalten zeigt, dass das Augenöffnen in der Ontogenese bei niedrig cerebralisierten Formen den Adultzustand, bei höher cerebralisierten einen wichtigen neuen Entwicklungsabschnitt mit intensiver Synapsenbildung einleitet. Es ist denkbar, dass diese Einsicht für die Stadienauswahl biochemisch und elektrophysiologisch orientierter Arbeiten von Wichtigkeit sein könnte.

Résumé de la II[e] partie

1. Pour une étude comparée du développement du cerveau et des types d'ontogenèse, la fermeture des yeux d'une part et l'ouverture des yeux d'autre part se sont avérées être des stades importants du développement embryonnaire. Lors de la fermeture des paupières, il existe un remaniement caractéristique de la structure et de la topographie des bulbes olfactifs, des hémisphères et du cervelet. Ce remaniement est indépendant des caractères somatiques et de la masse cérébrale de l'adulte.

2. L'ouverture des yeux représente un stade moins bien connu. L'étude de notre matériel permet de constater deux données importantes: *a)* la stratification et structuration des neurocytes sont proche de l'état adulte dans le bulbe olfactif, la rétine, le néocortex et le cervelet médian; *b)* il existe une corrélation inverse entre la valeur du TI et la vitesse de formation des dendrites cortico-cérébraux et de leurs épines pour une espèce donnée.

3. Il ressort de la littérature qu'il existe également une corrélation inverse entre la valeur du TI et la vitesse de maturation de la motilité: le développement des facultés motrices chez les nidicoles et les nidifuges présentant des niveaux différents de cérébralisation est d'autant plus retardé que le TI de l'espèce est élevé. Chez quelques primates, la naissance a lieu peu après l'ouverture des yeux et à ce moment la maturation motrice est à peine commencée.

4. Les exceptions à la règle de précédence de Portmann sont discutées en prenant les *Ursidae* pour exemple. Il ressort que ces nidicoles à cérébralisation

élevée ne diffèrent pas des nidifuges dans leur développement cérébral. Les seules particularités semblent être un facteur de multiplication très élevé à la naissance et une structuralisation précoce du cervelet médian

5. La synthèse des données morphologiques et fonctionnelles met en évidence le fait que, chez les formes peu cérébralisées, l'ouverture des yeux introduit l'état adulte; chez les *Eutheria* hautement cérébralisés elle introduit une nouvelle étape importante du développement avec formation intensive de synapses.

Summary of part II

1. For a comparative study of the development of the brain and of the ontogenetic types, closing of the eyelids and opening of the eyes are seen to be particularly important stages. At the closing of the eyelids, a characteristic correlation exists between the structure and the topography of Bulbus olfactorius, hemispheres and Cerebellum. This correlation is independent of morphological characters and of the adult brain mass.

2. We have found relatively few bibliographical data about the stage of eye-opening. However our material shows two important facts: *a)* the stratification and structuration of neurocytes are adult-like in the olfactory bulbs, the retina, the neocortex and the median Cerebellum. *b)* There is negative correlation between the TI value and the speed of development in the cortical dendrites of the brain and in their spines, for a given species.

3. From the literature it can be deduced that a similar negative correlation exists between the TI value and the maturation speed of the motility. In the nidicoles and nidifuges with different cerebralisation levels the maturation of motility is slower when the TI of the species is higher. Our bibliography shows that, in some primates, birth occurs a shortly after eye-opening. At this stage motor maturation has hardly begun.

4. Exceptions to the rule of precedence of Portmann are discussed, taking as example the *Ursidae*. It follows that these highly cerebralized nidicoles do not differ essentially from the nidifuges in their cerebral development. A very high multiplication factor at birth and perhaps an earlier structuration of the median Cerebellum would be particularities.

5. The synthesis of the morphological and functional facts puts into evidence the fact that the eye-opening introduces the adult stage in poorly cerebralized species; in the highly cerebralized *Eutheria* eye-opening introduces a new step of development with intensive formation of synapses.

LITERATUR

ALDOUS, C. M. 1937. *Notes on the life history of the snowshoe hare (Lepus americanus).* J. Mamm. 18: 46-57.

ALTMANN, J. 1967. *Postnatal growth and differentiation of the mammalian brain, with implications for a morphological theory of memory.* The Neurosciences: 723-43. Rockefeller Univ. Press, New York.

ALTNER, G. 1968. *Histologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen zur Ontogenie und Phylogenie des Handskeletts von Tupaia glis (Diard 1820) und Microcebus murinus (J. F. Miller 1777).* Inaug. Diss. Giessen.

ANGEVINE, J. B. and R. L. SIDMAN. 1961. *Autoradiographic study of cell migration during histogenesis of cerebral cortex in the mouse.* Nature 192: 766-68.

ANTHONY, R. et F. COUPIN. 1924. *Le cerveau de l'Ours à la naissance.* C. R. Séanc Acad. Sci. 3 mars.

— et J. BOTEZ. 1926. *Contribution à l'étude du développement du cerveau de l'Ours brun (Ursus arctos L.).* J. Anat. 60: 449-59.

ASDELL, S. A. 1964. *Patterns of Mammalian reproduction.* 2. ed. Cornell Univ. Press, New York.

ASK, F. 1908. *Über die Entwicklung der Lidränder, der Tränenkarunkel und der Nickhaut beim Menschen, nebst Bemerkungen zur Entwicklung der Tränenableitungswege.* Anat. H. 36: 189-280.

ASTRÖM, K.-D. 1967. *On the early development of the isocortex in fetal sheep.* Progress i. Brain research, Amsterdam, London, New York 26: 1-59.

ATA-MURADOVA, F. and I. SCHERNISCHEWSKAYA. 1961. *Correlation of the morphological development of cerebral cortex with the nature of the cortical evoked potential of a newborn rabbit.* Thesis. Bull. exp. Biol. Med.

BABOR, J. F. und Z. FRANKENBERGER. 1932. *Studien zur Naturgeschichte des Gorillas. 3. Teil: Beitrag zur Morphologie und Morphogenese des Grosshirns des Gorillas.* Z. Anat. Entwgesch. 97: 780-93.

BACH, L. und R. SEEFELDER. 1911/14. *Atlas zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges.* Engelmann, Leipzig.

BADTKE, G. 1952. *Entwicklungsmechanische Faktoren bei der Formgebung des embryonalen Augapfels.* Albrecht v. Graefes Arch. Ophthalm. 152: 671-89.

— 1958. *Die normale Entwicklung des menschlichen Auges. Der Augenarzt.* Bd. 1. Thieme, Stuttgart.

BECK, E. 1940. *Morphogenie der Hirnrinde.* i. Ergänzungsserie zu BUMKE FOERSTERS *Hdb. d. Neurologie.*

BEG, M. A. et al. 1965. Cf. SOUTHWICK, C. H.

BERGSTRÖM, R. M., P. E. HELLSTRÖM und D. STENBERG. 1962. *Über die Entwicklung der elektrischen Aktivität im Grosshirn des intrauterinen Meerschweinchen Fetus.* Ann. Chir. Gynaec. Fenn. 51: 466-74.

— 1968. *Development of EEG and unit electrical activity of the brain during ontogeny. Ontogenesis of the Brain,* pp. 61-71. Charles University, Prague.

BERLINER, K. 1905. *Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte des Kleinhirns nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Funktionstüchtigkeit desselben.* Arch. mikrosk. Anat. 66: 220-69.

BERNHARD, C. G., G. M. KOLMODIN and B. A. MEYERSON. 1967. *On the prenatal development of function and structure in the somesthetic cortex of the sheep.* Progr. i. Brain Res. 26: 60 77.

BRAUER, K. und W. SCHOBER. 1970. *Katalog der Säugetiergehirne.* Fischer, Jena.

BRIZZEE, K. R. and L. A. JACOBS. 1959 *a. Postnatal changes in volumetric and density relationships of neurons in cerebral cortex of Cat.* Acta anat. 33: 291-303.

— 1959 *b. Early postnatal changes in neuron packing density and volumetric relation ships in the cerebral cortex of the white Rat.* Growth 23: 337-47.

BRODMANN, K. 1909. *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde.* J. A. Barth, Leipzig.

BURTON, M. 1957. *Die Kindheit der Tiere.* Rowohlts deutsche Enzyklopädie 57.

BUTLER, H. 1960. *Some notes on the breeding cycle of the Senegal-Galago.* Proc. zool. Soc. Lond. 135: 423-30.

CARPENTER, C. R. 1935. *Behaviour of the Red Spider Monkey (Ateles geoffreyi) in Panama.* J. Mamm. 16: 171-80.

CHALOUPKA, Z., J. ZAHLAVA, J. MYSLIVECEK and J. HASSMANNOVA. 1968. *Development of functional abilities of the auditory system.* Ontogenesis of the Brain, pp. 387-93. Charles University, Prague.

CRABB, W. D. 1944. *Growth, development and seasonal weights of spotted skunks (Spilogale interrupta).* J. Mamm. 25: 213-221.

CRAIN, S. M. 1952. *Developmental of electrical activity in the cerebral cortex of the albino rat.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 81: 49-51.

CURGY, J. J. 1965. *Apparition et soudure des points d'ossification des membres dans la série des Mammifères.* Mem. Mus. Nat. Hist. nat. Paris, A. Zool. 32: 173-307.

DEJEAN, Ch., F. HERVOUET et G. LEPLAT. 1958. *L'embryologie de l'oeil et sa tératologie.* Masson, Paris.

DENIKER, J. 1886. *Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes. Fœtus de Gorille et de Gibbon comparés aux anthropoïdes jeunes et adultes.* Thèse, Paris.

DE VORE, I. 1963. *Mother-infant relations in free-ranging Baboons.* i. Maternal behavior in mammals, pp. 305-35. Rheingold New York, London.

— and K. R. L. HALL. 1965. Cf.: HALL, K. R. L.

DIETERLEN, F. 1961. *Beiträge zur Biologie der Stachelmaus.* Z. Säugetierk. 26: 1-13.

DIPPERI, R., W. A. HIMWICH and J. PETERSEN. 1964. *The evolution of the EEG in the developing brain of the dog.* Progr. Brain Res. 9: 89-92.

DÜNN, H.-L. 1921. *The growth of the central nervous system in the human fetus.* J. comp. Neurol. 33: 405-91.

EAYRS, J. T. 1955. *The cerebral cortex of normal and hypothyroid Rats.* Acta anat. 25: 160-83.

— J. E. and B. GOODHEAD. 1959. *Postnatal development of the cerebral cortex in the Rat.* J. Anat. Lond. 93: 385-402.

EIBL-EIBESFELDT, I. 1950. *Beiträge zur Biologie der Haus- und der Ährenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern.* Z. Tierpsychol. 7: 558-87.

— 1951. *Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung der Eichhörnchen (Sciurus vulgaris L.).* Z. Tierpsychol. 8: 370-400.

— 1956. *Zur Biologie des Iltis (Putorius putorius L.).* Zool. Anz. Suppl. 19: 304-14.

EISENTRAUT, M. 1936. *Die Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse.* Z. Morph. Ökol. Tiere 31: 27-63.

ELLINGSON, R. J. and R. C. WILCOTT. 1960. *Development of evoked responses in visual and auditory cortices of kittens*. J. Neurophysiol. 23: 363-75.

ENCKE, W. 1965. *Aufzucht von Borstengürteltieren, Chaetophractus villosus*. Zool. G. 31: 88-90.

ERRINGTON, P. L. 1939. *Observations on young Muskrats in Iowa (Ondatra zibethica zibethica)*. J. Mamm. 20: 465-78.

FELINDER, K. 1968. *Erste natürliche Aufzucht von Nebelpardern (Neofelis nebulosa) in einem Zoo*. Zool. G. 35: 8-137.

FEREMUTSCH, K. 1952. *Die Morphogenese des Palaeocortex und des Archicortex. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und normalen Anatomie des Gehirns*. Bibl. psychiatr. neurol. 91, Suppl. 33-73.

— 1962. *Die embryonale Fundamentalgliederung der Hirnrinde*. Z. Anat. Entwgesch. 123: 264-70.

FERNANDEZ, K. 1915. *Die Entwicklung der Mulita*. Palermo.

FILIMONOFF, J. N. 1929. *Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung der Grosshirnrinde des Menschen*. J. Psych. Neurol. 39: 323-89.

FITZGERALD, A. 1935. *Rearing marmosets in captivity*. J. Mamm. 16: 181-91.

FRANK, F. 1962. *Zur Biologie des Berglemmings*. Z. Morph. Ökol. Tiere 51: 87-164.

FRIANT, M. 1947. *Le cerveau du Centetes, Insectivore malgache*. C. R. Ass. Anat. Paris 51: 196-200.

FOX, M. W. 1968. *Multidiscipline studies of the postnatal development of the CNS and behaviour of the dog. Ontogenesis of the Brain*, pp. 119-130. Charles Univ., Prague.

GEWALT, W. 1952. *Beobachtungen über die Aufzucht von Eichhörnchen (Sciurus vulgaris) in der Gefangenschaft*. Zool. G. 19: 26-33.

GOODALL, J. 1965. *Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve*. Primate Behavior: 425-73, New York.

GOULD, E. and I. F. EISENBERG. 1966. *Notes on the biology of the Tenrecidae*. J. Mamm. 47: 660-86.

GRIMPE, G. 1917. *Hyänologische Studien*. Zool. Anz. 48: 49-61.

GROENBERG, G. 1901. *Die Ontogenese eines niederen Säugerhirns nach Untersuchungen an Erinaceus europaeus*. Zool. Jb. Abt. 1: Anat. Ontog. 15: 261-384.

GROSSMAN, C. 1955. *Electro-ontogenesis of cerebral activity*. Arch. Neurol. Psychiat. 74: 186-202.

GRÜNER, M. und P. KRAUSE. 1963. *Biologische Beobachtungen an Weisspinseläffchen, Hapale jacchus (L.1758) im Berliner Tierpark*. Zool. G.: 28: 108-14.

GRZIMEKS *Tierleben*. 1967. *Enzyklopädie des Tierreichs. Bd. 10, Säugetiere 1*. Kinder, Zürich.

— 1968. Bd. 13, *Säugetiere 4*.

HADDOW, A. J. 1952. *Field and laboratory studies on an African monkey Cercopithecus ascanius schmidti Matschie*. Proc. Zool. Soc. Lond. 122: 297-394.

HALL, K. R. L. and I. DE VORE. 1965. *Baboon social behavior*. Primate Behavior: 53-110. New York.

HALTENORTH, T. and H. ROTH. 1968. *Short review of the Biology and Ecology of the red fox Canis vulpes (Linné 1758)*. Säug. t. kd. Mitt. 16: 339-52.

HAMILTON, W. J. 1929. *Breeding habits of the short-tailed shrew Blarina brevicauda*. J. Mamm. 10: 125-39.

— 1944. *The biology of the little short-tailed shrew Cryptotis parva*. J. Mamm. 25: 1-7.

HARMS, J. W. 1956. *Fortpflanzungsbiologie. Primatologia. Hdb. d. Primatenkunde I*, pp. 661-715. Karger, Basel, New York.

HATT, R. T. 1931. *Habits of young flying Squirrel (Glaucomys volans)*. J. Mamm. 12: 233-38.

HEDIGER, H. 1944. *Die Jugendentwicklung des Hamsters (Cricetus cricetus L.)* Ciba-Z. 93: 3327-28.

— und F. ZWEIFEL. 1962. *Primatenethologische Schnappschüsse aus dem Zürcher Zoo*. Biblthca primatol. 1: 252-76.

HERBIG-SANDREUTER, A. 1964. *Neue Beobachtungen am venezolanischen Dreizehenfaultier Bradypus infuscatus flaccidus Gray 1849*. Acta trop. 21: 97-113.

HERRE, W. und H. STEPHAN. 1956. *Zur postnatalen Morphogenese des Hirnes verschiedener Hunderassen*. Morph. Jb. 96: 210-64.

HESS, A. 1921. *Die Entwicklung des Lides beim Hausschwein*. Inaug. Diss., Zürich.

HEUSER, C. 1913. *The development of the cerebral ventricles in the pig*. Am. J. Anat. 15: 215-39.

HIMWICH, W. A. and A. R. DRAVID. 1967. *Amino acid content of various brain parts as related to neurophysiological and behavioural maturation. Reg. Development of the brain in early life*, pp. 221-44. Oxford.

HINES, M. 1922. *Studies in the growth and differentiation of the telencephalon in man*. J. comp. Neurol. 34: 73-171.

— and E. P. BOYNTON. 1940. *The maturation of «excitability» in the precentral gyrus of the young Monkey (Macaca mulatta)*. Contr. Embryol. 28: 313-451.

HOCHSTETTER, F. 1919/29. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Gehirns*. Deuticke, Leipzig u. Wien.

HOESCH, W. 1959. *Zur Jugendentwicklung der Macroscelididae*. Bonn. zool. Beitr. 10: 263-65.

HOLMES, R. L. and M. BERRY. 1966. *Electron-microscopic studies on developing cerebral cortex of the rat*. Evolution of the forebrain, pp. 206-12. Thieme, Stuttgart.

HONEGGER, R. E. und W. NOTH. 1966. *Beobachtungen bei der Aufzucht von Igeltanreks Echinops telfairi Martin*. Zool. Beitr. 12: 191-218.

HUMPHREY, T. 1940. *The development of the olfactory and the accessory olfactory formations in human embryos and fetuses*. J. comp. Neurol. 73: 431-68.

IBSCHER, L. 1967. *Geburt und frühe Entwicklung zweier Gibbons (Hylobates lar. L.)*. Folia primatol. 5: 43-69.

JAKOB, A. 1928. *Das Kleinhirn. Hdb. mikrosk. Anat. d. Menschen, Bd. 4, Teil 1*, pp. 674-906.

JASPER, H. H., C. S. BRIDGMAN and L. CARMICHAEL. 1937. *An ontogenetic study of cerebral electrical potentials in the guinea pig*. J. exp. Psychol. 21: 63-71.

KAHLE, W. 1951. *Studien über die Matrixphasen und die örtlichen Reifungsunterschiede im embryonalen menschlichen Gehirn*. Dt. Z. Nervenheilk. 166: 273-302.

— 1969. *Die Entwicklung der menschlichen Grosshirnhemisphäre*. Schriftenr. Neurol. Bd. 1, pp. 1-115. Springer, Heidelberg.

KAUFMANN, I. H. 1962. *Ecology and social behaviour of the Coati Nasua narica on Barro Colorado Island, Panama*. Univ. Calif. Publ. Zool. 60: 95-222.

KEENE, L. and E. E. HEWER. 1931. *Some observations on myelination in the human central nervous system*. J. Anat. 66: 1-12.

KOBAYASHI, T., O. R. INMAN, W. BUNO and E. H. HIMWICH. 1963. *A multidisciplinary study of changes in mouse brain with age.* Rec. adv. Biol. Psychol. 5: 293-308.

— 1964. *Neurohistological studies of developing brain.* Progr. Brain Res. 9: 87-88.

KÖNIG, L. 1960. *Das Aktionssystem des Siebenschläfers (Glis glis L.)* Z. Tierpsychol. 17: 427-505.

KAPPERS, J. A. 1936. *Brain-body weight relation in human ontogenesis.* Proc. K. ned. Acad. Wet. 39: 3-12.

KOSTJAN, E. J. 1934. *Eisbären und ihr Wachstum.* Zool. G. 7: 157-64.

KRABBE, K. H. 1942. *Studies on the morphogenesis of the brain in lower mammals.* Kopenhagen.

— 1947. *Studies on the morphogenesis of the brain in Hyracoidea, Ungulata, Carnivora, and Pinnipedia.* Kopenhagen.

KRETSCHMANN, H.-J. 1967. *Die Myelogenese eines Nestflüchters (Acomys cahirinus minous,* BATE *1906) im Vergleich zu der eines Nesthockers (Albinomaus).* J. Hirnforsch. 9: 373-96.

LAGET, P. et N. DELHAVE. 1962. *Etude de développement néonatal de diverses activités électriques corticales chez le lapin.* Actual. neurophysiol. 4: 259-84.

LAISSUE, J. 1963. *Die histogenetische Gliederung der Rindenanlage des Endhirns.* Inaug. Diss., Bern.

LANG, E. 1956. *Über das Steppenschuppentier (Manis temminckii).* Zool. G. 21: 225-30.

LANGMAN, J. and G. W. WELCH. 1968. *Influence of vitamin A on proliferation and differentiation in the developing cerebral cortex. Ontogenesis of the brain,* pp. 131-142. Charles University, Prague.

LANGWORTHY, O. 1927 *a. Correlated physiological and morphological studies of the development of electrically responsive areas in the cerebral cortex of the opossum.* Contr. embryol. vol. 19, n° 103: 151-75.

— 1927 *b. Histological development of cerebral motor areas in young kittens correlated with their physiological reaction to electrical reaction to electrical stimulation.* Contr. embryol. vol. 19, n° 104: 179-207.

— 1928. *The behavior of pouch-young opossums correlated with the myelinization of tracts in the nervous system.* J. comp. Neurol. 46: 201-240.

— 1929. *A correlated study of the development of reflex activity in fetal and young kittens and the myelinization of tracts in the nervous system.* Contr. embryol. 20: 127-71.

LAYNE, J. N. 1954. *The biology of the Red Squirrel, Tamiasciurus hudsonicus (Bangs) in central New York.* Ecol. Monogr. 24: 227-67.

LARROCHE, J.-C. 1967. *Maturation morphologique du système nerveux central: des rapports avec le développement pondéral du fœtus et son âge gestationnel. Reg. Developm. of the brain in early life,* pp. 247-56. Minkowsky, Oxford.

LARSELL, O. 1947. *The development of the cerebellum in man in relation to its comparative anatomy.* J. comp. Neurol. 87: 85-129.

LEGRAND, J. 1961. *Recherches histologiques sur la date d'apparition de la myéline dans la moelle épinière et dans les nerfs brachial et sciatique du rat blanc.* Arch. Anat. microsc. Morph. exp. 50: 189-98.

LIEBERMANN, E. 1930. *Beobachtungen bei der Aufzucht junger Eichhörnchen.* Natur Mus., Frankf.

LINDEMANN, W. 1955. *Über die Jugendentwicklung beim Luchs (Lynx L. Lynx Kerr) und bei der Wildkatze (Felis S. Silvestris Schreb).* Behaviour 8: 1-45.

LOWTHER, F. DE. 1940. *A study of the activities of a pair of Galago senegalensis moholi in captivity, including the birth and postnatal development of twins.* Zoologica N.Y. 25: 433-62.

LUCAS, N. S., E. M. HUME and H. H. SMITH. 1927. *On the breeding of the common marmoset (Hapale jacchus L.) in captivity when irridiated with ultra-violet rays.* Proc. Zool. Soc. Lond.: 447-51.

— 1937. *The breeding of the common marmoset in captivity.* Proc. zool. Soc. Lond. 107: 205-11.

MANGOLD-WIRZ, K. 1966. *Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien.* Acta anat. 63: 449-508.

MARTIN, R. 1963. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagetieren mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese (Cavia cobaya Schreb und Rattus norvegicus Exleben).* Revue Suisse Zool. 69: 617-727.

MANN, I. 1964. *The development of the human eye.* London.

MARLEY, E. and B. J. KEY. 1963. *Maturation of the electrocorticogram and behaviour in the kitten and guinea-pig and the effect of some sympathomimetic amines.* Electroenceph. clin. Neurophysiol. 15: 620-36.

MARTIN, P. 1894. *Zur Entwicklung des Gehirnbalkens bei der Katze.* Anat. Anz. 9: 156-62, 472-76.

— 1963. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese (Cavia cobaya Schreb. und Rattus norvegicus Exleben).* Revue suisse Zool. 69: 617-727.

MARTY, R. 1962. *Développement post-natal des réponses sensorielles du cortex cérébral chez le chat et le lapin.* Arch. Anat. 51: 129-264.

— et R. PUJOL. 1966. *Maturation post-natale de l'aire visuelle chez le chat. Evolut. of the forebrain*, pp. 405-18. Thieme, Stuttgart.

MCCLAIN, J. 1939. *The development of the auditory ossicles of the Opossum (Didelphis virginiana).* J. Morph. 64: 211-66.

MCCRADY, E. 1938. *The embryology of the Opossum.* Am. Anat. Mem. No. 16; 1-126.

MENKE, E. 1949/50. *Die quantitativen Formänderungen des menschlichen Kleinhirns während seiner Entwicklung.* Z. Anat. EntwGesch. 114: 591-604.

MÖLLENDORFF, W. und W. BARGMANN, bearbeitet durch J. W. ROHEN. 1964. *Hdb. der mikroskopischen Anatomie des Menschen.* Bd. 3, 4: *Das Auge und seine Hilfsorgane.* Berlin.

MOHR, E. 1952. *Die postnatale Gebiss-Entwicklung einiger Nagetiere.* Zool. Anz. 148: 193-99.

MORRISON, P. R., F. A. RYSER and R. L. STRECKER. 1954. *Growth and the development of temperature regulation in the tundra redback vole (Clethrionomys rutilus dawsoni).* J. Mamm. 35: 376-86.

NAPIER, J. R. and P. H. NAPIER. 1967. *A handbook of living primates.* Academic Press, London, New York.

NOBACK, C. R. and D. P. PURPURA. 1961 *a. Postnatal ontogenesis of neurons in cat neocortex.* J. comp. Neurol. 117: 291-307.

— E. HOUSEPIAN and D. P. PURPURA. 1961 *b. Development of cat neocortex.* Anat. Rec. 139: 260.

ORR, R. T. 1942. *Observations on the growth of young brush rabbits.* J. Mamm. 23: 298-302.

Petersen, J., R. Dipperi and W. A. Himwich. 1964. *The comparative development of the EEG in the rabbit, cat and dog.* Electroenceph. clin. Neurophysiol. 17: 557-63.

Petter, J.-J. 1964. *Recherches sur l'écologie et l'éthologie des Lémuriens malgaches.* Paris, Thèse.

— 1965. *The Lemurs of Madagascar*, pp. 292-323. New York.

Petter-Rousseaux, A. 1962. *Recherches sur la biologie de la reproduction des primates inférieurs.* Paris, Thèse.

Poglayen-Neuwall, I. 1962. *Beiträge zu einem Ethogramm des Wickelbären (Potos flavus* Schreber). Z. Säugetierk. 27: 1-44.

Poliakov, G. L. 1966. *Embryonal and postembryonal development of neurons of the human cerebral cortex. Evolution of the forebrain*, pp. 249-58. Thieme, Stuttgart.

Pscheidt, G. R. and H. E. Himwich. 1966. *Biogenic amines in various brain regions of growing cats.* Brain Res. 1: 363-68.

Pujol, R. and R. Marty. 1968. *Structural and physiological relationships of the maturing auditory system. Ontogenesis of the brain*, pp. 377-85. Charles Univ. Prague.

Purpura, D. P., R. J. Shofer, E. M. Housepian and C. R. Noback. 1964. *Comparative ontogenesis of structure-function relations in cerebral and cerebellar cortex.* Progr. Brain Res. 4: 187-222.

— 1967. *Comparative physiology of dendrites. The neurosciences*, pp. 373-93. Rockefeller Univ. Press, New York.

Rabinowicz, Th. 1967 *a. Regional development of the brain in early life: Quantitative appraisal of the cerebral cortex of the premature infant of 8 months*, pp. 91-124.

— 1967 *b. Le point de vue du neuroanatomiste*, pp. 523-27. Minkowski, Oxford.

Rickenmann, E. 1957. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie insbesondere des Beckens bei Catarrhinen.* Acta anat. Suppl. 27: 3-118.

Riese, W. 1928. *Über das Vorderhirn des Walfoetus (Megaptera Boops).* Anat. Anz. 65: 255-60.

— 1938. *Structure et fonction du cerveau de l'ours nouveau-né.* C. R. Séanc. Acad. Sci. Paris: 1834-36.

— 1939. *La paroi hémisphérique de l'ours nouveau-né et l'évolution de la cellule nerveuse.* Proc. K. ned. Akad. Wet. 42: 208-14.

— 1942. *Structure and function of the brain of the new-born bear (Ursus arctos L.).* Revue can. Biol. 1: 157-70.

— 1946. *Structure and function of the cerebral cortex in the newborn cat (Felis domestica).* Confinia neurol. 7: 55-62.

Rysgaard, I. 1952. Mitteilung in Zool. G. S. 65.

Ruch, W. 1969. *Die Reifung des hypothalamo-neurohypophysären Systems bei Nesthokkern und Nestflüchtern.* Revue suisse Zool. 76: 520-63.

Sarkisov, S. A., E. N. Popova and N. N. Bobolepov. 1966. *Structure of synapses in evolutionary aspects. Evolution of the forebrain*, pp. 225-36. Thieme, Stuttgart.

Sauer, F. 1968/69. *Primaten, die ihre Säuglinge im Munde transportieren.* J. XXIII. SWA Wiss. Ges., Windhoek: 91-100.

Schadé, J. P. 1959. *Maturational aspects of EEG and of spreading depression in Rabbit.* J. neurophysiol. 22: 245-57.

Schaller, G. B. 1965. *The Behavior of the Mountain Gorilla (Gorilla gorilla beringei). Primate behavior*, pp. 324-67, 474-85.

Scheibel, M. and A. Scheibel. 1964. *Some structural and functional substrates of development in young cats.* Progr. Brain Research. 9: 6-25.

Schenkel, R. 1960. *Le gorille est-il nidifuge ou nidicole ? Goma le petit gorille bâlois.*

— 1964. *Zur Ontogenese des Verhaltens bei Gorilla und Mensch.* Z. Morph. Anthrop. 54: 233-59.

Schinz, H. R. 1965. *Drei weitere Beispiele für Nestflüchter und Nesthocker.* Fortschr. Röntg. str. u. Nukl. med. 102: 212-13.

Schlott, M. 1950. *Zur Kenntnis der Jugendentwicklung des Baribals.* Zool. G. 40-44.

— 1956. *Notizen zur Kenntnis der Jugendentwicklung von Cercopithecus callitrichus Is. Geoffr.* Zool. G. 21: 270-74.

Schneebeli, S. 1958. *Zur Anatomie des Hundes im Welpenalter. 2. Beitrag: Form und Grössenverhältnisse innerer Organe.* Diss., Zürich.

Schultz, A. 1926. *Fetal growth of man and other primates.* Rev. Biol. 1: 465-521.

Schultze, O. 1914. *Bärenembryonen.* Z. Morph. Anthrop. 18: 387-406.

Schwalbe, G. 1911. *Über die Richtung der Haare bei den Affenembryonen. Stud. über Entw. gesch. d. Tiere 15 : Menschenaffen.* Wiesbaden.

Seefelder, R. 1930. *Die Entwicklung des menschlichen Auges. Kurzes Hdb. d. Ophthalm. Bd. 1.* Julius Springer, Berlin.

Simonds, P. E. 1965. *The Bonnet Macaque in South India (Macaca radiata) Primate Behavior*, pp. 175-96. New York.

Sollberger, D. E. 1943. *Notes on the breeding habits of the eastern flying Squirrel (Glaucomys volans volans).* J. Mamm. 24: 163-73.

Southwick, C. H., M. A. Beg and M. R. Siddiqi. 1965. *Rhesus Monkeys in North India. Primate Behavior*, pp. 111-174. New York.

Sowls, L. K. 1948. *The franklin ground Squirrel, Citellus franklinii (Sabin) and its relationship to nesting ducks.* J. Mamm. 29: 113-37.

Sprankel, H. 1961. *Über Verhaltensweisen und Zucht von Tupaia glis (Diard 1820) in Gefangenschaft.* Z. wiss. Zool. 165: 186-220.

Starck, D. 1956. *Über den Reifegrad neugeborener Ursiden im Vergleich mit andern Carnivoren.* Säug. t. kd. Mitt. 4: 21-27.

Steinemann, P. 1966. *Künstliche Aufzucht des Eisbären.* Zool. G. 32: 129-145.

Steiner, H. 1949. *Beobachtungen über das brutbiologische Verhalten des Gibbons und an einem frühgeborenen Fötus bei einer Bastardzucht von Hylobates.* Arch. Julius Klaus-Stift. Vererb-Forsch. 24: 217-36.

Sugita, N. 1917. *Comparative studies on the growth of the cerebral cortex.* J. comp. Neurol. 28: 495-510, 511-91; 29: 119-62, 241-78, 61-117.

Svihla, A. 1931. *Life history of the Texas Rice Rat (Oryzomys palustris texensis).* J. Mamm. 12: 238-242.

— 1931. *Habits of the Louisiana Mink (Mustela vison vulvivagus).* J. Mamm. 12: 366-68.

Taber, F. W. 1945. *Contribution on the life history and ecology of the Nine-banded Armadillo.* J. Mamm. 26: 211-26.

Tappe, D. T. 1941. *Natural history of the Tulare Kangaroo Rat.* J. Mamm. 22: 117-48.

Tembrock, G. 1957. *Zur Ethologie des Rotfuchses (Vulpes vulpes L.) unter besonderer Berücksichtigung der Fortpflanzung.* Zool. G. 23: 291-327.

Tilney, F. and L. S. Kubie. 1931. *Behavior in its relation to the development of the brain.* Bull. neurol. Inst. N.Y. 1: 229-313.

TILNEY, F. 1934 *a. Comparative ontogeny of the cerebral cortex in four mammals.* In: *Localization of function in the cerebral cortex.* Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis. 13: 49-82.

— 1934 *b. Behavior in its relation to the development of the brain. Correlation between the development of the brain and behavior of the albino rat from embryonic states to maturity.* Bull. neurol. Inst. N.Y. 3: 252-358.

— 1938. *The hippocampus and its relations to the corpus callosum.* Bull. neurol. Inst. N.Y. 7: 1-77.

TRINCHESE, S. 1870. *Descrizione di un feto di Orang-Utan.* Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 1: 9-46.

VOLCANEŽKIJ, J. and A. FURSSAJEW. 1934. *Über die Ökologie von Citellus pygmaeus.* Z. Säugetierk. 9: 404-25.

— I. S. 1935. *Gefangenschaftsbeobachtungen am Steppeniltis Putorius eversmanni Less.* Zool. G. 7: 262-73.

WACKERNAGEL, H. 1968. *Der Braunbär.* Zolli, Bull. Zool. Gart. Basel.

WIEDERSHEIM, R. 1901. *Beiträge zur Kenntnis der äusseren Nase von Semnopithecus nasicus.* Z. Morph. Anthrop. 300-350.

WINDLE, W. F. 1930. *Normal behavioral reactions of kittens correlated with the postnatal development of nerve-fiber density in the spinal gray matter.* J. comp. Neurol. 50: 479-504.

WRANGEL, H. v. 1940. *Beiträge zur Biologie der Rötelmaus, Clethrionomys glareolus Schreb.* Z. Säugetierk. 14: 52-93.

YAKOVLEV, P. I. und A. R. LECOURS. 1967. *The myogenetic cycles of regional maturation of the brain. Regional development of the brain in early life*, pp. 3-71. Minkowski, Oxford.

Tome 79, fasc. 2, nº 18: 567-612 — Septembre 1972

Zur stammesgeschichtlichen Veraenderung der *Eutheria*-Ontogenesen

Versuch einer Übersicht aufgrund vergleichend morphologischer Studien an *Marsupialia* und *Eutheria*

von

Fabiola MÜLLER

Institut für Anatomie und spezielle Embryologie
Freiburg i. Ue. (Schweiz)

Mit 10 Abbildungen und 10 Tabellen

3. TEIL

ZEITLICHE ASPEKTE IN DER EVOLUTION DER ONTOGENESETYPEN

INHALT

Der Embryologe kann der Versuchung erliegen, sich dermassen auf die Gestaltentwicklung der Lebewesen zu konzentrieren, dass er darob ihre zeitliche Dimension völlig vernachlässigt. Dies geschieht wohl nicht zuletzt deshalb, weil zu den sehr ausgedehnten Zeiträumen der Paläontologen vom rezenten Material her eine konkrete Beziehung nicht ohne weiteres zu finden ist. Erst bei genauerem Zusehen ergibt es sich, dass in den Ontogenesezeiten rezenter Formen Möglichkeiten zur Rekonstruktion evolutiver zeitlicher Zusammenhänge vorliegen. Die Säuger vorab sind Lebewesen, deren Gestaltabwandlung ohne Berücksichtigung der zeitlichen Dimension auf den ersten Blick recht rätselhaft erscheint, umfasst sie doch die Aufeinanderfolge verschiedenster Ontogenesetypen: die Evolution eines extremen Nesthockers primitivster *Mammalia (Monotremata, Marsupialia)* aus Ahnen mit Nestflüchtern *(Reptilia)*, seine Weiterentwicklung zum sekundären Nestflüchter bei den *Eutheria* und schliesslich die Umgestaltung zu einer Geburtsform, die wieder Merkmale von Nesthockern aufweist *(Primates)*. Wir werden sehen, dass bei Betrachtung der ontogenetischen Zeitverhältnisse sich Zusammenhänge jedoch sehr wohl erschliessen.

Die Aufstellung ontogenetischer Zeitpläne wird mit Hilfe der im 1. und 2. Teil vorgestellten Entwicklungsstadien möglich. Ein Vergleich ihrer Besonderheiten lässt erkennen, warum und in welcher Weise Zeitänderungen bei der Evolution der O-Typen stattfinden. Das Material, auf das wir uns hier stützen können müssten, wären Ontogenesen, die in ihrem Verlauf auch zeitlich genau bekannt und bereits beschrieben vorlägen. Nun müssen wir aber froh sein, wenn heute dank ungezählter Einzelarbeiten, umfassend in Asdell (1964) zusammengestellt, wenigstens die Tragzeiten vieler Formen bekannt sind. Der für uns wichtige

Zeitpunkt des Augenöffnens wird oft nur zufällig und leider meist nur für wenige Fälle erwähnt; zum Zeitpunkt des Lidverschlusses stehen noch weniger Angaben zur Verfügung. Die Dokumentation ist also dürftig. Möglicherweise führt aber eben der vorliegende und erste Versuch, im Aufstellen und Vergleichen der Zeitpläne zu neuen Gesichtspunkten für die Evolution der *Eutheria* zu kommen dazu, dass der Datierung von prae- und postnatalen Säugerstadien vermehrte Aufmerksamkeit gezollt wird.

I. ZEITPLÄNE UND IHRE VERÄNDERUNGEN

1. *Zeitpläne primitiver Eutheria mit rascher Entwicklungsgeschwindigkeit*

Wir erhalten den ontogenetischen Zeitplan durch Aufgliederung der bis zum Erreichen des Nestflüchterstatus sich erstreckenden Ontogenesedauer in Entwicklungsabschnitte, während welchen bei verschiedenen Eutheria die im 1. und 2. Teil beschriebenen je übereinstimmenden Differenzierungsstadien realisiert werden. Um den charakteristischen Zeitplan einer primitiven Form zu erhalten, kann nicht von jedem beliebigen niedrig cerebralisierten Säuger ausgegangen werden. Es kommen für eine Analyse jene Vertreter in Frage, die zeitlich ursprüngliche Verhältnisse bewahrt haben dürften; das sind m.E. *Eutheria* mit rascher Entwicklungsgeschwindigkeit d.i. kürzest möglicher Ontogenesedauer (diese Auffassung wird S. 600 begründet). Zu ihnen gehören zum Beispiel *Mesocricetus auratus*, *Rattus norvegicus*, *Mus musculus* und *Acomys cahirinus*, Säuger, deren Ontogenesen auch in zeitlicher Hinsicht durch Normentafeln bereits gut belegt sind.

Tabelle 1 zeigt uns die Aufgliederung der Individualentwicklung dieser Formen im Vergleich mit dem Beutler *Didelphis virginiana*. Periode 2 (Dauer bis VF ohne Implantationszeit) reicht bis Lidverschluss; Periode 5 erstreckt sich von der Malleusablösung bis zur vollständigen Anlage der Knochenkerne. Es ergibt der Vergleich, dass *Mesocricetus auratus*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus* und *Acomys cahirinus* sich durch recht ähnliche Zeitpläne auszeichnen (vergl. auch Abb. 6) Verschieden ist vor allem der Anteil des intrauterin ablaufenden zum postnatal sich vollziehenden Entwicklungsgeschehens; entsprechend der unterschiedlichen Tragzeit wird bei Geburt ein je anderer Gestalt- und eventuell Ontogenesetypus realisiert: *Mesocricetus* und *Rattus* kommen nach 16 und 21 Tagen mit dem Merkmalskorrelat Eu-NH, *Acomys cahirinus* nach 38 Tagen mit abgeschlossener Ossifikation und *Mus musculus* nach 19 ET mit einem vor MAB liegenden Gestaltstadium zur Welt. *Mesocricetus*, *Rattus* und *Mus* sind Nesthocker,

TABELLE 1

Zeitpläne primitiver Eutheria mit rascher Entwicklungsgeschwindigkeit im Vergleich mit den Zeitverhältnissen bei Didelphis virginiana

	Periode 2	Stadium VF	Periode 3	Stadium Eu-NH	Periode 4	Stadium MAB	Periode 5	Alle Os kationsk vorhan
a. *Didelphis virginiana*	> 8¾	> 12¾	≧ 18	≧ 21	≦ 24	45	45	90
b. *Mesocricetus auratus*	9¼	13¼	2¾	**16**	3	19	13	32
c. *Mus musculus*	10	14½	< 4½	< 10	**19** > 5½	24½	4½/7½	29/3
d. *Rattus norvegicus*	11½	17½	3½	**21**	4	25	13/14	38/3
e. *Acomys cahirinus*	≦ 17½	≦ 23½	≧ 4	27½	3	30½	7½	**38**

Die in die Tabelle nicht eingetragene Periode 1 erstreckt sich bis zur Entodermbildung und beträgt für a 4 ET n. McCRADY (1938), für b 4 ET n. GRAVES (1945), für c 4½ ET n. WITSCHI (1962), für d 6 ET n. SELENKA (zit. n. SCOTT, 1937), 5½ ET n. GRAVES (1945), für e 6 ET n. RUCH (1967).

Die Datierung der aufgeführten Gestaltstadien erfolgt nach eigenem Material und n. Angaben folgender Autoren: a. McCRADY (1938), McCLAIN (1939), NESSLINGER (1956); b. BOYER (1953), CURGY (1965), c. OTIS und BRENT (1954), WITSCHI (1962); d. HENNEBERG (1937), MARTIN (1963), WITSCHI (1962); e. DIETERLEN (1963).

Die fettgedruckten Ziffern geben den Geburtszeitpunkt und damit die Dauer der intrauterin erfolgenden Differenzierungsperiode an.

Acomys cahirinus wird als Nestflüchter geboren. Eine sukzessiv länger werdende Tragdauer durch Addition kleiner Zuwachszeiten (= additive Tragzeitverlängerung) bringt damit ohne Veränderung des gegebenen Zeitplans eine allmähliche Verschiebung des Geburtsmoments (fette Zahlen in Tab. 1) und schliesslich die Evolution des Nesthockers zum Nestflüchter mit sich. Die zum Vergleich aufgeführte *Didelphis virginiana* kommt nach 12¾ ET und mit primitiverer Organisation zur Welt, als sie die VF-Stadien der *Eutheria* intrauterin realisieren.

Fassen wir die gesamte Phylogenese des Eutheria-O-Typus anhand der oben dokumentierten Formen ins Auge, so ergibt sich — unter Berücksichtigung der Hypothese von einer Geburt der *Proto-Eutheria* in VF — der in Abbildung 1 schematisch dargestellte Ablauf. Von Stadium VF mit Geburt bei eben vollzogenem Lidverschluss ausgehend, wird der Fetus mit immer fortgeschrittenerer Gestaltstufe, aber solange als Nesthocker geboren, als die Augen geschlossen sind. Der Schritt zum Nestflüchter geschieht dort, wo die Tragzeitverlängerung eine Entwicklungsdauer schafft, die zur Ausbildung eines Neonaten mit offenen Augen eben ausreicht.

Bei den besprochenen Beispielen handelt es sich durchwegs um *Eutheria*, welche die Augen bei fortgeschrittenem Gestaltzustand öffnen. Nun haben wir in Teil 1 anlässlich der kurzen Besprechung der MAB-Nestflüchter bereits gesehen, dass die Lösung des Lidverschlusses ausser diesem späten auch sehr frühen Ge-

staltstadien zugeordnet sein kann. Gestalt- und Hirnentwicklung folgen hier je verschiedenen Zeitplänen, und es geschieht entsprechend die Evolution zum Nest-

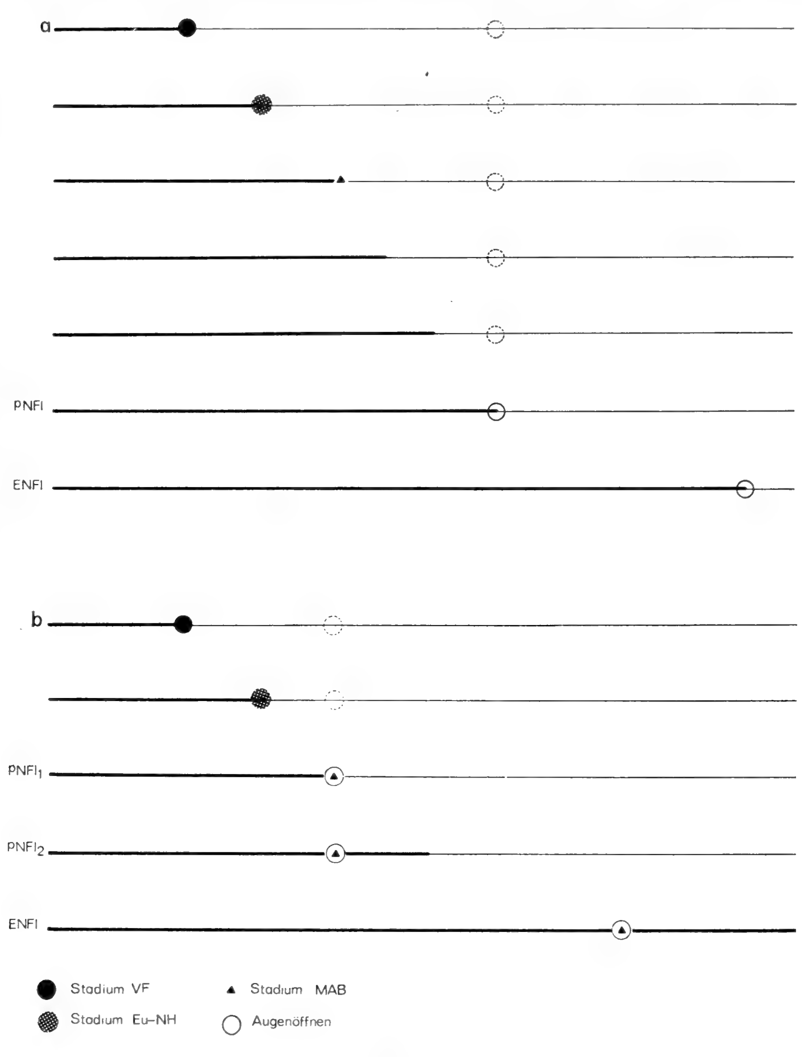


ABB. 1.

Evolution zum primitiven Eu-Nestflüchter (PNFl).
a: Sukzessive Verschiebung des Geburtsmomentes durch Tragzeitverlängerung bei einem Säuger mit spät b: bei einem Säuger mit früh in der Ontogenese sich vollziehendem Augenöffnen. ENFl evoluierter Nestflüchter.
In diesen und in allen folgenden ähnlichen Abbildungen bedeutet die stark ausgezogene Strecke intrauterine Entwicklungszeit, ihr Endpunkt Geburt.

flüchter unterschiedlich. Erfolgt Tragzeitverlängerung bei einem Nesthocker, der die Augen postnatal bei noch wenig ossifiziertem Skelett öffnet (Abb. 1 *b*), re-

sultiert ein Eu-Nestflüchter von dürftigerer Geburtsgestalt *(Lepus europaeus)* als wenn sie bei einer Form geschieht, die beim Lidöffnen ein schon stark verknöchertes Skelett aufweist *(Acomys cahirinus)*. Weitere Unterschiede betreffen die Zeit (Abb. 2). Der erste der beiden Nesthocker erreicht den Nestflüchterstatus nach geringerer Tragzeitverlängerung (pTv) und mithin nach weniger stammesgeschichtlicher Dauer als der zweite (übereinstimmende Geschwindigkeit für die Gestaltdifferenzierung vorausgesetzt). Der erste der so zum primitiven Eu-Nestflüchter gewordenen Säuger gewinnt auf diese Weise gleichsam einen Vorsprung für seine weitere Evolution.

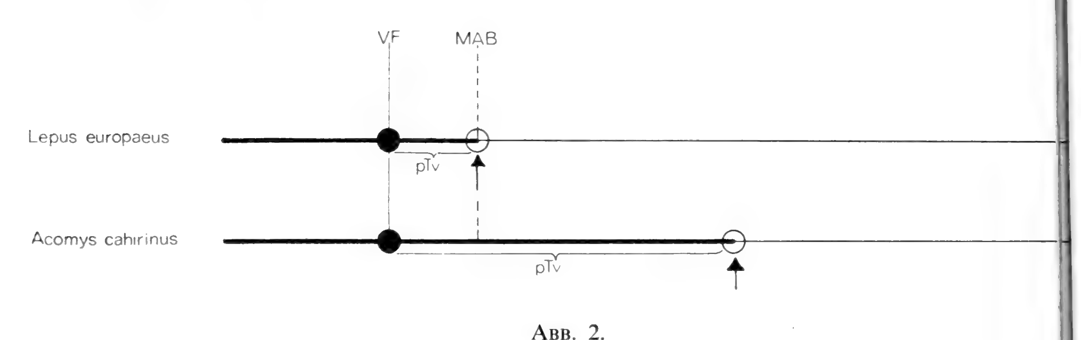


ABB. 2.

Evolutionsvorsprung der MAB-Nestflüchter.
Säuger vom *Lepus* (MAB)-Typus brauchen zum Erreichen des Nestflüchterstatus weniger ausgedehnte Tragzeitverlängerung (pTv) als solche vom *Acomys*-Typus.

Um die Bedeutung dieser Situation zu unterstreichen, lege ich ein weiteres Schema vor (Abb. 3). Wir fassen vier *Eutheria*-Nesthocker ins Auge, und denken uns 1 als Vorfahren von Nestflüchtern des *Lepus*-Typus, 4 als Ahnenform von Nestflüchtern des *Acomys*-Typus. *Eutheria* des Typus 1 erreichen die Nestflüchterstufe (o) nach weniger stammesgeschichtlicher Dauer als jene des Typus 4. Bei gleichlanger Evolutionsspanne bleiben nach dem Erreichen des Status des primitiven Nestflüchters für die Massenvergrösserung des Gehirns je verschiedene Zeiträume zur Verfügung, der evoluierte Eu-Nestflüchter 1′ kann höhere TI erreicht haben als 4′. Dass unser Schema den Verhältnissen konkreter Formen gerecht wird, dokumentieren die *Cetacea*, *Proboscidea* und die *Simiae* (Tab. 10).

2. *Verschiebung des Schlüpf- und Geburtszeitpunktes bei Sauropsida und Proto-Eutheria und ihre Bedeutung*

Ich habe als Ausgangssituation für die Stammesgeschichte der O-Typen innerhalb der *Eutheria* im 1. Teil sowie in einer früheren Arbeit (MÜLLER, 1969 *a*) extreme Nesthocker von *Proto-Eutheria* postuliert; bei den *Marsupialia* sehen wir diesen O-Typus sogar noch bei rezenten Formen vorliegen. Wie kann dieser recht

dürftig ausgestaltete Nesthocker aus dem Nestflüchter der Reptil-Stammformen hergeleitet werden? Welches sind die Umgestaltungen, die sich beim Übergang von den *Reptilia* zu den *Mammalia* vollzogen haben und die ebenso tiefgreifend sein dürften wie die Evolution des SKG, des behaarten Integuments und der Homoiothermie, ging es doch um Veränderungen, die in Zusammenhang mit dem Erwerb der Viviparität zu sehen sind?

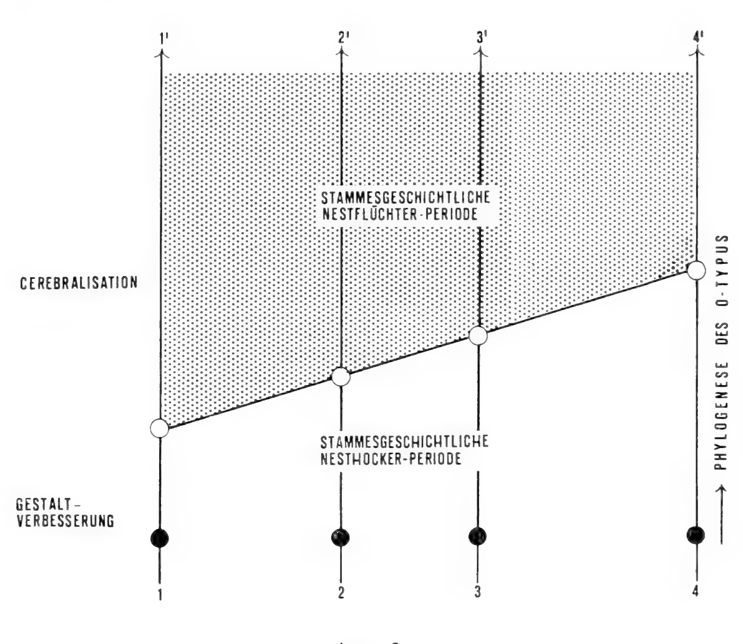


ABB. 3.

Stammesgeschichtliche Bedeutung des Verhältnisses von Hirn- und Gestaltentwicklung. Vorfahren ● vom *Lepus*-Typus (1) erreichen den Nestflüchterstatus (d.h. Augenöffnen unmittelbar bei Geburt) nach weniger Tragzeitverlängerung als solche vom *Acomys*-Typus (4). Bei übereinstimmender Evolutionsdauer können die Nestflüchter 1′ höhere Cerebralisationsstufen erreichen als die Nestflüchter 4′ sowie die intermediären Fälle 3′ und 2′.

Da der Übergang durch rezente Formen nicht belegt ist, wird es umso notwendiger, mit Hilfe der ontogenetisch noch realisierten Rekapitulationen, die auch Zeitabläufe betreffen können, mindestens hypothetisch einige Aussagen zu versuchen. Wir können mit guten Gründen annehmen, dass sich dabei Veränderungen vollzogen haben, wie sie analog bei den Vögeln, und hier durch rezente Formen belegt, vorgekommen sind. Für diese Gruppe hat PORTMANN schon 1935 auf die Verkürzung der Brutzeit hingewiesen, die beim Übergang vom Nestflüchter- zum Nesthockertypus stattgefunden hat. Wir fragen nach ihrer möglichen Bedeutung und suchen anhand des Vogel-Modells bei den Säugern nach Indizien, die für ähnliche Zeitänderungen im Entwicklungsprogramm sprechen könnten.

TABELLE 2

Brut- und Tragzeiten

	REPTILIA NFl	AVES 1 NFl	AVES 2 Nh	MARSUPIALIA Nh	EUTHERIA 1 Nh	EUTHERIA 2 NFl
Chelydra serpentina Y	63 bei 30°					
Lacerta viridis S	43/45 bei 30½/31°					
L. muralis S	30/32 bei 30½/31°					
L. sicula S	um 30 bei 30½/31°					
Crocodylus niloticus V	um 70					
Dromaeus ST		56/58				
Struthio ST		42				
Larus ridibundus Sch		23½				
L. canus Sch		24½				
Gallus domesticus Sch		20½				
Columba oenas K			16/18			
Turdus merula ST			15			
Phoenicurus ST			14			
Troglodytes ST			14/16			
Passer domesticus ST			12/13			
Turdus iliacus T			12			
Dendrocopus major R			10			
Jynx torquilla R			9/10			
Dasyurus quoll H				12		
Didelphis virginiana Cr				12¾		
Mesocricetus auratus B					16	
Lepus americanus G						36

Autorenhinweise: B: BOYER (1953); Cr: MCCRADY (1938); G: GRANGE (1932); H: HILL und HILL (1955); K: KÖNIG (1968); R: RUGE (i. Druck); Sch: SCHUMACHER (1967); S: SENN (unveröffentlicht); ST: STARCK (1965); T: TYRVAINEN (1969); V: VOELTZKOW (1902); Y: YNTEMA (1967). NFl: Nestflüchter, Nh: Nesthocker.

a. *Verkürzung der Brutzeit*

In Tabelle 2 ist der Abfall der Brutzeiten von 30/40 bei den *Sauropsida*-Nestflüchtern zu Werten von 15/10 Tagen bei den Vogel-Nesthockern deutlich dokumentiert. Bei Beibehaltung der Entwicklungsgeschwindigkeit hat die Verkürzung zur Folge, dass der Schlüpfzustand je primitiver wird, wobei jetzt nicht gefragt werden kann, bis zu welcher unteren Grenze sie laufen mag und ob eventuell einer Abkürzung der Brutdauer eine Entstehung spezieller Strukturen vorausgehe, welche ein früheres Schlüpfen vorbereiten müssten. Bei rezenten Vögeln sind die niedrigsten bis heute bekannten Werte 9/10 Tage (*Jynx torquilla, Dendrocopus major* n. RUGE, i. Vorbereitung); möglicherweise ist dies eine Mindestdauer, die nicht mehr unterschritten wird.

Eine ähnliche Verkürzung ist auf dem Weg von Vor-Säuger-Nestflüchtern zu Säuger-Nesthockern anzunehmen. Das Ergebnis einer derartigen Zeitänderung

ist nämlich bei jenen primitivsten *Marsupialia* anzutreffen, die gleichzeitig mit Schalenmembran und Eizahnrudiment noch deutliche Anzeichen an eine ovipare Vorfahrenstufe aufweisen (ausführlich MÜLLER, 1969 *a*). Betrachten wir Ontogenese-Zeiten der *Lacertilia* mit 30/45 Tagen als durchschnittliche und eventuell auch für die Ahnen der Säuger repräsentative Brutdauern der *Reptilia*, so ist anzunehmen, dass bis zur Erreichung von Werten, wie wir sie bei ursprünglich gebliebenen Beutlern mit 12/11 Tagen vorfinden, beträchtliche Verkürzungen stattgefunden haben. Sodann findet sich bei den *Monotremata* eine Art Übergangssituation, indem sie bezüglich ihrer noch oviparen Fortpflanzungsweise direkt an die *Reptilia* anzuschliessen scheinen; hingegen sind sie bezüglich ihres O-Typus, der bereits die Abwandlung zum Nesthocker realisiert hat, den Vogel-Nesthockern vergleichbar. Hinsichtlich der Entwicklungsdauer liegen meines Erachtens nicht mehr ursprüngliche Verhältnisse vor, es kommt ihnen in dieser Beziehung Modellcharakter nicht zu.

Die Entwicklungsdauer bei *Ornithorhynchus* mit 26/28 Tagen stellt wahrscheinlich eine durch Dehnung veränderte Situation dar (s. Dehnungsformen S. 584 f). Ausgehend von den Verhältnissen bei rezenten *Eutheria* und *Marsupialia* komme ich zur Auffassung, dass evoluierende Formen rasche individuelle Entwicklungsgeschwindigkeiten aufweisen. Gemessen an den Zeit- und Geburtsverhältnissen bei primitivsten Beutlern konnten die ursprünglichen und direkt aus oviparen Reptilvorstufen hervorgegangenen *Monotremata* die Entwicklung im Ei nach 10/12 Tagen abgeschlossen haben. Möglicherweise hat eben diese bei rezenten *Monotremata* gegenüber Vorfahrenformen verlangsamte Entwicklungsgeschwindigkeit als Evolutionsbremse gewirkt.

Bei den Beutlern finden sich folgende intrauterine Entwicklungsdauern, die an die kurzen Brutzeiten der obenerwähnten Vogel-Nesthocker erinnen. *Dasyurus quoll* wird nach Angaben von HILL und HILL (1955) nach etwa 12 Tagen geboren; *Didelphis virginiana* mit 12¾ Tagen Tragzeit steht diesen Verhältnissen sehr nahe. Es wird bei der Beutelratte während dieser Zeit eine Körpergrundorganisation erreicht, welche jener eines Schlüpflings von *Jynx torquilla* nach 9/10 Tagen Entwicklungsdauer entspricht (MÜLLER, 1969 *a*). Auch die in Teil 1 besprochenen hypothetischen Start-Tragzeiten der *Proto-Eutheria* von 13¼/17½ Tagen ermöglichen einen zeitlichen Anschluss an ovipare Vorfahren, die Brutzeiten analog jenen von rezenten Vogel-Nesthockern aufweisen konnten.

b. *Verlängerung der Entwicklungszeit: Evolution der Tragzeit*

Bei Vogel- und Reptil-Nestflüchtern wäre eine Verlängerung der vor dem Schlüpfen liegenden Entwicklungsdauer bei Beibehaltung der Entwicklungsgeschwindigkeit nicht sinnvoll, weil diese Formen bei Schlüpftermin bereits ausdifferenziert sind.

Es sind in diesen Gruppen zum Teil zwar sehr lange Brutdauern festgestellt worden, doch sind sie von einer Verlangsamung der Entwicklungsprozesse begleitet.

Die *Crocodilia* mit 70 und mehr Tagen Brutzeit dürften einen derartigen Fall darstellen. Vergleichbare Entwicklungsdaten sind für die *Reptilia* schwierig zu beschaffen, weil je Umgebungstemperatur sehr verschiedene Dauern vorliegen können.

Bei Vogel-Nesthockern würde Verlängerung der Entwicklungsdauer im Ei eine Umkehrung des unter a besprochenen Verkürzungsprozesses bedeuten. Sie ist kaum sinnvoll. Bei Säugerahnen-Nesthockern mit beutlerähnlichen Zeitverhältnissen oder bei *Marsupialia*-Nesthockern hingegen bekommt Verlängerung deshalb Bedeutung, weil sich bei ihnen im Unterschied zu den Vögeln vorausgehend die vivipare Fortpflanzungsweise entwickelt hat. Es spricht vieles dafür, dass die bei Säuger-Vorfahren vorkommende und zu *Marsupialia*-Verhältnissen führende Verkürzung deshalb stattfindet, um derart kurze Entwicklungsdauern herbeizuführen, dass ein Ei im Ovidukt und später im Uterus zurückbehalten werden und dass hierauf nach Um- und Abbau der Eischale ein erster fetomaterner Kontakt sich entwickeln kann.

Gegenüber derartigen Verkürzungen im Falle der *Marsupialia*-Vorfahren auf 12 ET und im Falle der *Proto-Eutheria* auf eventuell 13/16 Tage haben zwar nicht die Beutler, wohl aber die *Eutheria*-Nesthocker fast durchwegs eine erste Tragzeitverlängerung durchgemacht. Erreicht die Verlängerung ein genügendes Ausmass, so werden Nestflüchter mit abgeschlossener Gestalt- und recht fortgeschrittener Hirnentwicklung geboren.

Bei Säuger-Nestflüchtern ist weitere Tragzeitverlängerung deshalb wichtig, weil hier im Unterschied zu den Reptilien die phylogenetische Vergrösserung des Gehirns ganz neue Zeitanforderungen stellt. Wir können pauschal und vorläufig sagen: je mehr Hirnmasse entstehen soll, desto längere Entwicklungsdauer wird erforderlich. Die ausgedehntere Hirndifferenzierung kann aber nicht einfach in die postnatale Periode verlagert werden, sodass die Tragzeit als solche von der Veränderung gar nicht berührt würde. Die Blockierung der Mutter durch die Sorge um eine lange hilflos bleibende Nachkommenschaft und die Gefährdung der Jungen selbst würden auf diese Weise die Erhaltung der Art allzu sehr in Frage stellen. Höhere Cerebralisation scheint infolgedessen an die Evolution der Viviparität mit der Möglichkeit verlängerbarer Tragzeiten gebunden.

Wir überblicken die besprochenen zeitlichen Änderungen in Abbildung 4 und stellen zusammenfassend fest: Verkürzung der Entwicklungsperiode vor dem Schlüpfen geschah bei Vogelnestflüchtern und bei Säugervorfahren, Verlängerung vor Geburt bei den viviparen Säugern. Die in der Stammesgeschichte der *Mammalia* beim Übergang aus der Reptilstufe erfolgende und recht merkwürdig anmutende Zwischenschaltung kurzer Entwicklungsdauern scheint mir in Ausrichtung auf eine Evolution zu lebendgebärenden Formen verständlich. Die Genese von Nesthockern tritt als Begleiterscheinung der Verkürzung auf.

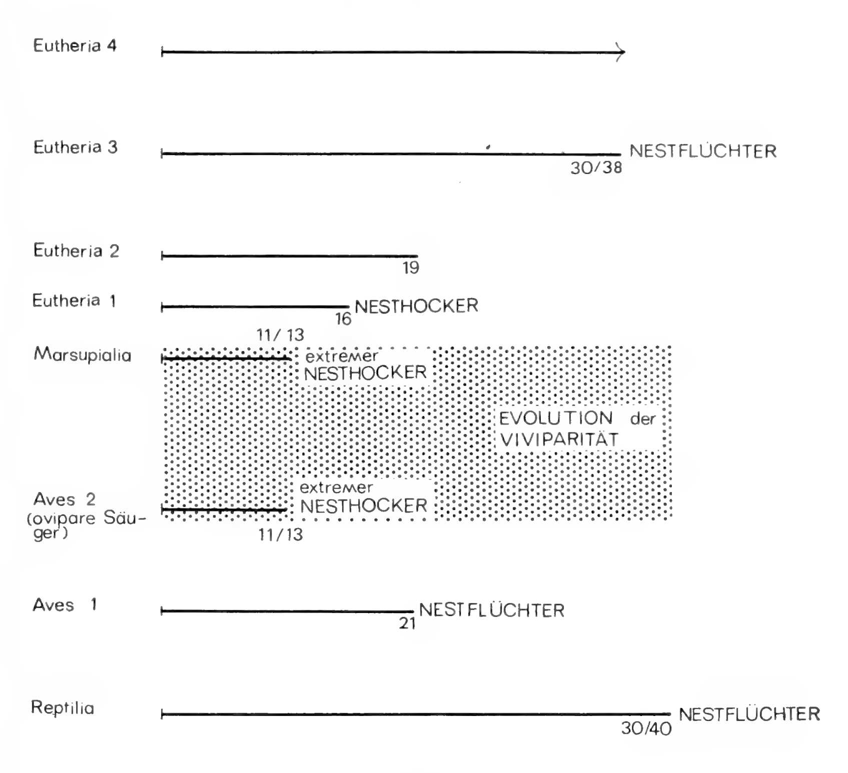


ABB. 4.

Verkürzung der Brutzeit bei *Sauropsida*, Evolution der Tragzeit bei den *Mammalia*. Im Übergangsfeld von den Reptilien zu den Säugern entwickelt sich der vivipare Fortpflanzungsmodus. Die sehr kurzen Tragzeiten der *Marsupialia* stimmen mit den Brutdauern der Vogelnesthocker (und hypothetisch postulierbarer *Proto-Mammalia*) überein. (Nähere Angaben zu den absoluten Werten s. Tab. 2).

3. *Änderung des Zeitplans primitiver Formen nach Erreichen des Nestflüchter-Status*

Wir haben aufgrund des Vergleichs der Zeitpläne und Geburtszeitpunkte niedrig cerebralisierter *Eutheria* die Feststellung gemacht, dass die Evolution zum primitiven Nestflüchter dank einer sukzessiv und in kleinen Schritten sich vollziehenden additiven Tragzeitverlängerung zustande kommt. Läuft dieser Modus des Anfügens von intrauteriner Zeit noch etwas weiter, so geschieht das Augenöffnen nicht mehr unmittelbar bei Geburt, sondern intrauterin (Abb. 5 *b*). Die meisten mir bekannten Nestflüchter lassen aus ihrer Rezent-Situation auf ein kurzes Weiterlaufen der additiven Verlängerung nach dem Erreichen des primitiven Nestflüchter-Status schliessen. *Eutheria*, die unmittelbar nach der Evolution zum primitiven Eu-Nestflüchter den Modus der im folgenden Abschnitt be-

sprochenen multiplikativen Tragzeitverlängerung realisieren, sind daran zu erkennen, dass sie das Augenöffnen weiterhin bei Geburt vollziehen. Es gehören u.a. zu ihnen *Galago senegalensis*, *Nasua rufa*, *Perodictius potto* (Abb. 5 *a*).

Ich mache bei diesem Versuch, für evoluierte *Eutheria*-Nestflüchter die primitive Nestflüchter-Situation zu rekonstruieren die Annahme, der Zeitpunkt des Augenöffnens, wie er sich beim unmittelbaren Übergang zum Nestflüchter findet, bleibe in der weiteren stammesgeschichtlichen Entwicklung stets derselben Gestaltstufe zugeordnet.

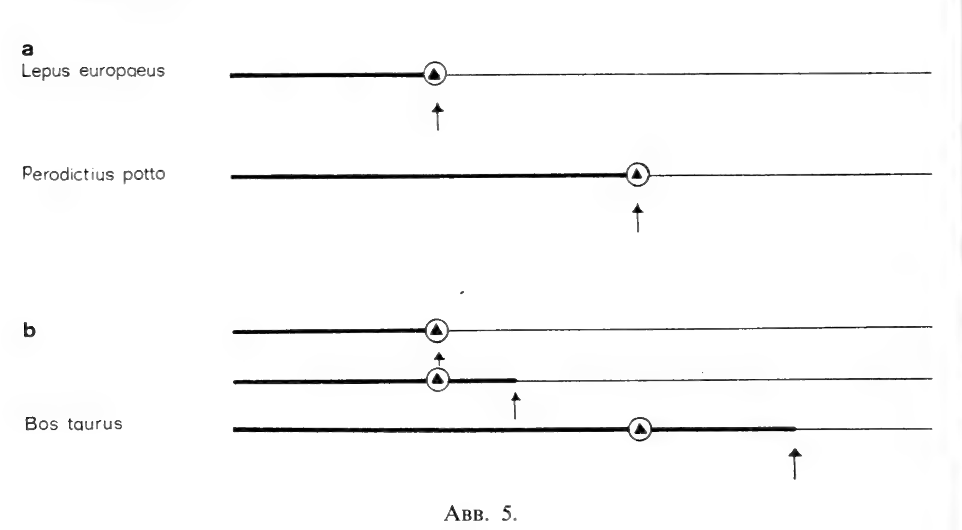


Abb. 5.

Veränderung des Zeitplans primitiver Eu-Nestflüchter.
a: Sofortiges Einsetzen einer multiplikativen Tragzeitverlängerung. b: Kurzes Weiterlaufen der additiven und erst nachher Verlängerung durch den multiplikativen Modus. Im ersten Fall erfolgt das Augenöffnen weiterhin bei Geburt, im zweiten wird es zum intrauterinen Ereignis.

4. *Änderung der Ontogenese-Zeitpläne beim Fortschritt zu höherer Cerebralisation*

Was bei der Evolution zum höher cerebralisierten Säuger geschieht, zeigt Abbildung 6 in erster Übersicht. Während der Zeitplan der Gestaltprozesse der niedrig cerebralisierten Nesthocker beim Fortschritt zum Nestflüchter beibehalten und lediglich der Geburtsmoment verschoben wird, kommt es nun zu einer bedeutenden Umgestaltung, indem die einzelnen Entwicklungsphasen gedehnt werden. Noch deutlicher sehen wir diese Änderungen, wenn wir den Zeitplan von *Macaca mulatta* in Zahlen ausgedrückt vor uns haben (Tab. 3). Er lässt sich durch einfache rechnerische Operation zurückführen auf einen solchen, der *Mus musculus* sehr ähnlich ist; anders ausgedrückt: der Zeitplan von *Macaca mulatta* lässt sich aus dem einer primitiven Ausgangsform vom Typus der in Tabelle 1 vorgestellten Fälle dadurch ableiten, dass wir uns die gesamte Entwicklungszeit gleichmässig

um einen Faktor verlängert denken. Von der Dehnung ist nur die Zeit vor Implantation ausgenommen. Diese ausgedehnte Verlängerung der intrauterinen Entwicklungsdauer bezeichnen wir als multiplikative Tragzeitverlängerung.

Für die Aufstellung des Zeitplans von Macaca mulatta benütze ich vor allem Angaben zur Skelettentwicklung nach van Wagenen (1964). Die aufgrund von

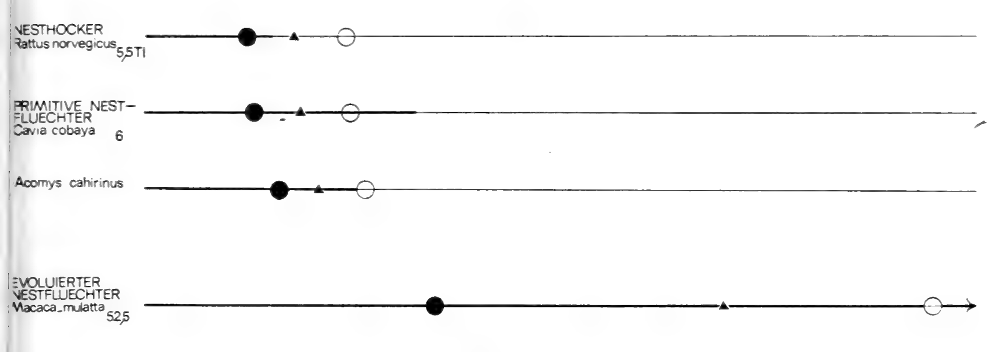


Abb. 6.

Zeitplan primitiver und evoluierter *Eutheria*
Die Zeitpläne niedrig cerebralisierter Formen unterscheiden sich voneinander durch die unterschiedlich lange intrauterine Entwicklungsphase; der Zeitplan von *Macaca mulatta* ist durch Verlängerung der einzelnen Entwicklungsabschnitte gekennzeichnet (Zeitplan von *Cavia cobaya* bei Reduktion der Dehnung).

Röntgendarstellungen erhobenen Befunde beziehen sich vor allem auf den Gliedmassenzustand. Ich gebe in Tabelle 3 Eu-NH nicht an, da die für dieses Stadium typischen Gliedmassenmerkmale von den Vorder- und Hinterextremitäten nicht gleichzeitig erreicht werden: während sie vorn mit 70/72 ET auftreten, sind sie hinten mit 74 ET vorhanden, wobei aber die Vordergliedmassen zu dieser Zeit in ihrer Ossifikation weitergeschritten sind. Sowohl für dieses Stadium als für jenes von 100 ET sind mir die Kopfmerkmale unbekannt. Es ist deshalb dieser an sich am besten dokumentierte Zeitplan einer höher cerebralisierten Form mit entsprechender Reserve zur Kenntnis zu nehmen.

Dass ich in der Tabelle keinen weiteren hoch cerebralisierten Nestflüchter sicher dokumentieren kann, hängt mit dem Umstand zusammen, dass die zeitlichen Abläufe noch weitgehend unbekannt sind. Die Verhältnisse des Menschen können wir deshalb nicht einbeziehen, weil hier Kopf- und Extremitätenentwicklung bis MAB nicht in der Zuordnung geschieht, wie sie für die meisten *Eutheria* charakteristisch ist. Wir werden im 4. Teil ausführlich auf diese Sondersituation zu sprechen kommen.

Als zweites Beispiel betrachten wir die Zeitpläne von *Canis familiaris* und *Felis domestica*, die beide als höher cerebralisierte Formen, aber immer noch als Nesthocker zur Welt kommen. Wie im Teil 2 bereits erwähnt wurde, scheint die ganze Gruppe der Fissipedia eine merkwürdige Ausnahme zur Praezedenzregel

Tabelle 3

Zeitpläne höher cerebralisierter Eutheria und einiger Dehnungsformen

	TI				Stadium VF		Stadium Eu-NH		Stadium MAB		Au öffn
a.	52,5	*Macaca mulatta*	7	43/46	50/53		50/47		100	37	13
		errechnete Ahnenform	7	8/9	15/16		10/9		25	7	3
	3,85	*Mus musculus*	4½	10	14½		10		24½	5½	31
b.	(27,1)*	*Canis familiaris*	(6)	26	32	6	38	22	58/63:60	13	72/
		errechnete Ahnenform	(6)	8⅔	14⅔	2	16⅔	7⅓	24	4⅓	28
		Mus musculus	4½	10	14½	< 4½	< 19	> 5½	24½	5½	31
c.	19,5	*Felis domestica*	(6)	26	32	6	38	24	62	14	76
		errechnete Ahnenform	(6)	8⅔	14⅔	2	16⅔	8	24⅔	4⅔	29
d.	6	*Cavia cobaya*	6	24/26	30/32	8/6	38	10	48**	10	58
		errechnete Ahnenform	6	12/13	18/19	4/3	22	5	27	5	32
	5,5	*Rattus norvegicus*	6	11½	17½	3½	21	4	25	10	35
e.	9,77	*Oryctolagus cuniculus*	4½	16½	21	4	25	9	34	10	44
		errechnete Ahnenform	4½	11	15½	2⅔	18	6	24	6	30
		Mus musculus	4½	10	14½	< 4½	< 19	> 5½	24½	5½	31
f.	4,27	*Erinaceus europaeus*	6	11	17	17	34	12	46	14	60
g.	4,17	*Talpa europaea*			< 30		> 30				51
h.	3,99	*Tenrec ecaudatus*							58/64		66
i.		*Echinops telfairi*							62/65		71
k.	9,63	*Tupaia glis*							65		65

Da mir der Zeitplan für die Hirnentwicklung nur bezüglich Lidverschluss- und Lidöffnungs-Stad grob bekannt ist, muss ich einen Kompromiss schliessen und eine Kombination mit dem Gestaltentw lungs-Zeitplan vornehmen. Ich ersetze dabei den Zeitpunkt vollendeter Ossifikation der Tabelle 1 du jenen des Augenöffnens.

* TI der *Canidae*.

** *Cavia cobaya* nimmt bezüglich Malleusablösung eine eigenartige Sonderstellung ein, indem die Abtrennung verfrüht (34 stattfindet. Der für MAB angegebene Wert betrifft die übrige Kopf- und die Gliedmassensituation.

AUTORENHINWEISE ZU TAB. 3

Macaca mulatta: Periode 1: 7/9 ET (Stadium der freien Blastocyste) n. HEUSER et al. (1941); Stadium mit eben entstandenem Lidverschluss 50 ET n. HEUSER et al. (1941), 53 ET n. SCHULTZ (1937); Stadium MAB nach Gliedmassenzustand 100 ET n. VAN WAGENEN et al. (1964); Augenöffnen 135/140 ET n. HINES (1940).
Canis familiaris: LESBRE (1897), SCHAEFFER (1934), SCHLIEMANN (1966), STARCK (1956).
Felis domestica: DREWS (1934), GERSH (1937), HALL et al. (1934), SCHLIEMANN (1966), POHLMANN (1910), SCHAEFFER (1932), TERRY (1917), WINDLE (1931).
Cavia cobaya: BELLMER (1963), HARMANN et al. (1931, 1932, 1934), PETRI (1935), SCOTT (1937).
Oryctolagus cuniculus: MINOT et al. (1905), SEYDEL (1960), WATERMAN (1943).
Mus musculus: EIBL-EIBESFELDT (1950), FREYE (1960), JOHNSON (1933), OTIS et al. (1945), WESSEL (1967), WITSCHI (1962).
Erinaceus europaeus: HERTER (1933), MORRIS (1961), OESCHGER (i. Vorb.).
Tenrec ecaudatus: ALTHAUS (1938), EISENBERG et al. (1967), MÜNTER (1914), PARKER (1885).
Talpa europaea: ADAMS (1903, 1909), GODET (1951), KINDAHL (1942), PARKER (1885), STEIN (1950).
Tupaia glis: ALTNER (1968), SPATZ (1964, 1967), SPRANKEL (1960, 1961).

darzustellen, welche besonders auffällig bei den *Ursidae* durchbrochen scheint. Wenn wir nun aber die Zeitpläne von *Canis familiaris* und *Felis domestica* mit jenem von *Macaca mulatta* vergleichen, stellen wir fest, dass sie in gleicher Weise wie die des Nestflüchters abgewandelt sind und sich auf einen musähnlichen Ontogeneseplan zurückführen lassen; sie realisieren in den Zeitverhältnissen also durchaus die Charakteristika der Nestflüchter. In Abbildung 7 mit den absoluten Werten für intrauterinen Aufenthalt und Dauer bis Augenöffnen wird das ebenfalls deutlich; die Lösung des Lidverschlusses erfolgt für *Vulpes vulpes* (26,7 TI) mit 63/65, für *Felis lynx* (28,9 TI) mit 79 und bei *Helarctos malayanus* (42,7 TI) mit 126 Tagen Gesamtentwicklungszeit. Stellen wir in Abbildung 8 die Zeitpläne so dar, dass wir für die Dauer bis Augenöffnen für die verschiedenen Fälle eine übereinstimmende Strecke wählen, so wird ersichtlich, dass die *Fissipedia* relativ wenig mehr intrauterinen Aufenthalt notwendig hätten, um als Nestflüchter zur Welt zu kommen. Augenöffnen eben bei Geburt geschieht bei *Nasua rufa* (de BEAUX, 1923), bei Geburt oder kurz vorher bei *Crocotta crocuta*, relativ rasch nachher bei *Panthera onca* mit 4, *Hyaena brunnea* mit 8 und *Felis silvestris* mit 12 PN. In stärkerem Mass als die übrigen *Fissipedia* sind die *Ursidae* (hier *Helarctos malayanus*) als Frühgeburten anzusprechen. Die *Mustelidae*, die niedriger cerebralisiert sind und spätes Augenöffnen nach 30/38 PN realisieren, gehören noch zu den Nesthockern vom Typus der Insectivora. Von den übrigen *Fissipedia* können wir sagen, sie seien leicht zu früh geborene Säuger, die sich in Zeitplan- und Cererbralisationsmerkmalen nicht von den evoluierten Nestflüchtern unterscheiden. Eine Reduktion der Jungenzahl pro Wurf findet sich bei den *Ursidae*

ABB. 7.

Zeitpläne von *Fissipedia* im Vergleich mit jenem von *Macaca mulatta*. Autoren für Augenöffnen und Tragzeit: *Macaca mulatta* (135/140 ET HINES, 1940; 163 ± 1 ASDELL, 1964); *Crocotta crocuta* (praenatal GRIMPE, 1917; 90 ET ZUCKERMAN, 1952, 93 ET GRIMPE, 1917); *Helarctos malayanus* (Augenöffnen unbekannt, 30 PN als spätest bekanntes Augenöffnen anderer Bären; 96/97 ET DATHE, 1963); *Hyaena striata* (8 PN f. *Hyaena brunnea* Int. zool. Yearbook 6; 90/91 PINKERT i. GRIMPE, 1917); *Felis lynx* (16/17 PN LINDEMANN, 1955; 63 ET ZUCKERMAN, 1952); *Vulpes vulpes* (12/14 PN HALTENORTH, 1968; 51 ET TEMBROCK, 1957).

ABB. 8.

Fissipedia als Frühgeburten.
Die Ontogenese-Dauern sind so dargestellt,
dass die Zeit bis Augenöffnen durch eine je gleichlange Strecke symbolisiert wird.

mit 1—2 und bei *Fennecus zerda* mit 1—3 Jungen pro Wurf. Im 4. Teil wird es möglich sein, die Verhältnisse ausführlicher und mit Literaturangaben darzustellen.

Der Zeitplan von *Cavia cobaya* lässt sich wie jener von *Macaca mulatta* durch einfache Division auf den einer primitiven Form zurückführen. Es hat in etwas anderem Zusammenhang MARTIN (1963) auf diesen Verlängerungsmodus hingewiesen und aufgrund einer sorgfältigen Gegenüberstellung von *Cavia*- und *Rattus*-Ontogenese festgestellt, dass *Rattus* durchgehend eine doppelt so rasche Entwicklung durchläuft wie *Cavia cobaya.* Die länger dauernde Ontogenese von *Cavia* ist jedoch im Unterschied zu *Macaca mulatta* und *Canis familiaris* nicht von grösserer Massenentwicklung des Gehirns begleitet. Es verlaufen Gestalt- und Hirnentwicklung relativ zur adult erreichten Cerebralisation verlangsamt. *Cavia* gehört als Nestflüchter mit *Xenarthra*- und *Prosimiae*-Vertretern zu den Dehnungsformen.

Die Ontogenese von *Oryctolagus cuniculus* ist durch die Normentafel von MINOT (1905) bis zu Stadium VF sicher bekannt. Über die nachfolgende prae- und postnatale Entwicklung wissen wir hinsichtlich der Gestaltmerkmale und Zeitverhältnisse noch wenig. Neuere Angaben zur *Oryctolagus*-Ontogenese stammen von WATERMAN (1943); Stadium VF wird nach 19 ET erreicht und misst 27 mm (8 Fälle); Stadium Eu-NH dürfte gemäss Habitus der WATERMAN-Stadien nach 25 ET oder kurz vorher realisiert sein und misst 65,4 mm (7 Fälle).

Erinaceus europaeus weist gegenüber *Mus musculus*, *Mesocricetus auratus* und *Rattus norvegicus* eine Verlängerung der Entwicklungsabschnitte nach VF auf. Bei Annahme einer stammesgeschichtlich frühen Geburtssituation in VF liegt die Situation vor, wie wir sie bei primitiven *Marsupialia* mit Dehnung der Entwicklungsprozesse nach Geburt antreffen.

Tenrec ecaudatus braucht bis Augenöffnen mehr Zeit als *Vulpes vulpes* (63/65 Tage), der aber eine Adultcerebralisation von 26,7 realisiert. Auch *Tupaia glis* hätte während der verfügbaren langen intrauterinen Phase die Möglichkeit, höhere Hirnwerte zu erreichen.

Diese Nesthocker: *Oryctolagus*, *Erinaceus*, *Tenrec* und *Tupaia* haben eine multiplikative Tragzeitverlängerung gleichsam zu früh vorgenommen wie *Felis domestica*, sind aber in der Stammesgeschichte nicht gleichzeitig zur Ausbildung grösserer Hirnmassen fortgeschritten. Möglicherweise darf diese Tragzeitverlängerung als Teil-Realisation einer Entwicklung zu höherem O-Typus interpretiert werden. Es zeigt sich bei manchen Formen in der Reduktion der Wurfgrösse ein weiteres Merkmal, welches eine derartige Deutung nahelegt: Verlängerung der Gesamtentwicklung im Sinne einer Dehnung und gleichzeitig Reduktion der Wurfgrösse findet sich bei *Tachyoryctes ruandae* n. RAHM (1969). In sehr auffälliger Weise sind Dehnung und gleichzeitig Verkleinerung der Jungenzahl auch bei den *Phalangeroidea (Marsupialia)* anzutreffen. Hier findet sich in der Gattung

Macropus eine Tragzeit von bis 38 Tagen, während welcher aber nicht etwa ein Nestflüchter ausgebildet wird, wie das bei den *Eutheria* im Falle von *Lepus americanus* und *Acomys cahirinus* geschieht, sondern wie bei den primitiveren Beutlergruppen ein Neonatus von 15/17 mm SST und den übrigen Merkmalen eines extremen Nesthockers. Reduktion auf 1 gegenüber Wurfgrössen von 10—15 bei *Didelphoidea* und *Dasyuroidea* plus Verlängerung der intrauterinen Entwicklungsdauer können wohl auch hier als Ansatz zu einer Evolution des O-Typus gesehen werden. Hingegen ist geringe Jungenzahl bei niedrig cerebralisierten *Eutheria*-Nestflüchtern mit noch kurzer Tragzeit in höherem Masse prospektiv zu deuten, indem zum Beispiel bei *Lepus europaeus* eine mögliche Massenvermehrung von Gehirn und Körper späterer Generationen vorbereitet erscheint.

5. *Verlangsamung der Gestaltentwicklung*

Die Verlängerung der Entwicklungsphasen beim Fortschritt zu evoluierten Nestflüchter-Stufen hat zur Folge, dass bei den höher cerebralisierten *Eutheria* die Gestaltmerkmale verlangsamt auftreten gegenüber jenen der niedrig cerebralisierten beziehungsweise gegenüber den eigenen Vorfahrenformen. Vergleichen wir in Tabelle 4 die bis zur Malleusablösung gebrauchte Zeit verschieden hoch cerebralisierter und relativ zum TI rasch sich entwickelnder Säuger, so sehen wir eine sukzessive Verlängerung der Entwicklungsdauer von 19/24 Tagen bei Nesthockern bis zu etwa 175 ET bei den Pongiden. Nur *Homo sapiens* weist trotz recht viel höherem TI keine entsprechende stärkere Verlangsamung der Gestaltdifferenzierung auf, sondern die Ausbildung der Gestaltmerkmale verläuft in grossen Zügen zeitlich jener der Pongiden vergleichbar. So fallen die von SCHULTZ (1951, 1952; zit. n. STARCK, 1962) diesen gegenüber festgestellten Akzelerationen eigentlich noch stärker ins Gewicht: frühe Ossifikation des Sternum, früher beginnender Descensus testis, allgemeine praenatale Grössenzunahme, frühe Verschmelzung des Os centrale carpi mit dem Naviculare.

6. *Verlangsamung von Gestalt- und Hirnentwicklung: Dehnungsformen*

Wie wir anlässlich der Besprechung verschiedener Zeitpläne S. 583 schon ausführten, verstehen wir unter Dehnungsformen solche Säuger, die zwar ihre intrauterine Entwicklungszeit verlängern, jedoch nicht gleichzeitig den höheren O-Typus und hierauf eine Vergrösserung des Gehirns realisieren. Die heute als Dehnungsformen zu identifizierenden *Eutheria* zeigen den primitiven *Mammalia* gegenüber, die rasche Differenzierung beibehalten haben, einen ersten Fortschritt zu höherer Evolutionsstufe an. Doch wirkt sich dieser vielleicht sogar als Hindernis zu weiterer Elevation aus, weil lange postnatale Unreifephasen eine ökologisch ungünstige Situation schaffen können. Ihre weitere phylogenetische Abwandlung

TABELLE 4

Verlangsamung der Körperentwicklung bei steigender Adult-Cerebralisation (unter Ausschluss von Dehnungsformen)

	TI MANG.	Tage zur Erreichung des Stadiums MAB, dieses in mm SST angegeben
Mus musculus	3,85	24½
Mesocricetus auratus	5,39	19
Lepus europaeus+	10,4	35/42 A
*Nasua rufa**	22,9	um 70/77x KAUFMANN (1962), 111 mm de BEAUX (1923)
*Vulpes vulpes**	26,7	51/53 A 127 mm STORM (1966)
*Fennecus zerda**	26,2	50 A
*Felis lynx**	28,9	63
*Canis lupus**	25,7	60/63 A
*Helarctos malayanus**	42,7	96 DATHE (1966)
Macaca mulatta+	52,5	100 van WAGENEN et al. (1964) 131 mm
Gorilla gorilla	66,1	150/180 CURGY (1967) 135 mm DENIKER (1886)
Pan troglodytes+	68,2	189 122 mm SCHULTZ (1940)
Pongo pygmaeus+	70,3	180 145 mm SCHULTZ (1941)
Homo sapiens	214	175 222 mm RICHANY et al. (1954) 165/180 BROMAN (1898)

x Tragzeit von *Nasua narica*; * bei Annahme einer mit Felis übereinstimmenden Gestaltorganisation bei Geburt; Zeit bis MAB = Tragzeit; A: ASDELL.
+ Feten, die nach dem Entwicklungszustand ihrer Gliedmassen Stadium MAB realisieren; ihre Kopfmerkmale sind in der Literatur nicht dokumentiert.

dürfte vor allem in Spezialisierungen bestehen. Nur eine extreme Einpassung in eine bestimmte Umwelt dürfte die infolge Dehnung verminderte Generationenzahl auszugleichen und gegen die Konkurrenz höher cerebralisierter Formen zu schützen vermögen. Vielleicht verdanken die Monotremen und die Beutler eben dieser Anpassung ihre Rettung vor dem Aussterben.

a. *Kriterien zur Feststellung von Dehnungsformen*

Innerhalb der Nesthocker und der primitiven Eu-Nestflüchter unterscheide ich Dehnungsformen von solchen mit rasch gebliebener Entwicklungsgeschwindigkeit aufgrund des Verhältnisses Tragzeit-Geburtsorganisation, indem ich die einer Form zur Verfügung stehende intrauterine Differenzierungsdauer an der Minimalzeit messe, während der ein bestimmtes Gestaltstadium an sich realisiert werden könnte. Ich benütze dabei die Entwicklungsdauern von *Mesocricetus auratus* und *Mus musculus* als Minimal-beziehungsweise Optimalzeiten (Tab. 5).

Tabelle 5

Kurze und „gedehnte" Entwicklungszeiten für das Erreichen bestimmter Gestaltstadien bei Nesthockern und primitiven Eu-Nestflüchtern mit TI < 10

	Rasche Entwicklung in Tagen			Gedehnte Entwicklung in Tagen		
	VF	Eu-NH	MAB	VF	Eu-NH	MAB
1. *Mesocricetus auratus*	13¼	16	19			
2. *Mus musculus*	14½	< 19	24½			
3. *Talpa europaea*				< 30		
4. *Erinaceus europaeus*					34*	
5. *Tenrec ecaudatus*						58/64*
6. *Echinops telfairi*						62/65*
7. *Tupaia glis*						65
8. *Oryctolagus cuniculus*						> 31
9. *Acomys cahirinus*						30/30½
10. *Cavia cobaya*						48

* Zugleich Geburtszeitpunkt.

Autoren: 1. Zeit bis Stadium VF und Eu-NH n. Boyer (1953), Asdell (1964), bis MAB eigene Stadien; 2. Zeit bis VF n. Otis und Brent (1954), Tragzeit 19 ET n. Wessel (1967), MAB eigene Stadien (Enggässer); 3. Godet (1951); 4. Oeschger 35 ET, Morris 31/32, 31/32 ET; 5. Eisenberg und Muckenhirn (1967); 6. Eisbenerg und Muckenhirn (1967); 7. Tragzeit (Asdell, 1964) 46 ET+ postnatale Zeit bis Malleusablösung (Spatz, 1967) 19 Tage; 8. Tragzeit (Nachtsheim, 1934) 31 ET, Malleusablösung nach Befunden von Frick et al. (1955) etwas nach Geburt; 9. nach eigenen Stadien; 10. gemäss Gliedmassenzustand n. Petri (1935).

Ihre Wahl ist insofern Ermessenssache, als sie von der Ansicht bestimmt ist, welche Tragzeiten als primär und welche als abgeleitet betrachtet werden sollen. Die Tabelle zeigt, dass ich niedrig cerebralisierte *Eutheria* (TI <10) dann zu den Dehnungsformen eingliedere, wenn die Dauer bis MAB 30 Tage überschreitet.

Bei den *Eutheria* mit TI > 10 orientiere ich mich für die Unterscheidung von Dehnungsformen am Verhältnis Entwicklungsdauer bis Augenöffnen-Adult-TI. Wir benützen hier zur Kennzeichnung deshalb die Dauer bis Augenöffnen und nicht die Tragzeit, weil wir bei Säugern mit ansteigendem TI die für die Erreichung vergleichbarer Hirnstadien benötigten Zeiten vergleichen müssen; Teil 2 hat uns gezeigt, dass dafür jene bis Augenöffnen in Frage kommen können. Suchen wir unter den bekannten *Eutheria* jene mit den kürzesten Dauern bis Lidöffnung, bekommen wir in Tabelle 6 links eine Reihe von Formen, bei welchen eine optimale Ausnützung der Entwicklungszeit realisiert sein dürfte; Säuger mit längeren stellen sich diesen rasch sich differenzierenden Vertretern gegenüber als Dehnungsformen dar.

TABELLE 6

Kurze und „gedehnte" Entwicklungszeiten für die Periode bis Augenöffnen

	TI n. MANGOLD	Rasche Entwicklung, in Tagen	Langsame Entwicklung, in Tagen
1. *Mus musculus*	3,85	31	
2. *Myotis myotis*	3,84		> 40
3. *Mesocricetus auratus*	5,39	28	
4. *Talpa europaea*	4,17		51
5. *Rattus*	5,5	35	
6. *Cavia cobaya*	6		55/58
7. *Lepus europaeus*	10,4	≦ 42	
8. *Tupaia glis*	9,63		60/66
9. *Microcebus murinus*	10,5		63/66
10. *Castor castor*	12,4		um 90
11. *Nasua rufa*	22,9	70/77 N. narica	
12. *Felis silvestris*	22,9	77	
13. *Callithrix jacchus*	21,4		≦ 140
14. *Galago demidowii*	14,4		144
15. *Tarsius spectrum*	16,1		180
16. *Vulpes vulpes*	26,7	63/65	
17. *Felis lynx*	28,9	80	
18. *Helarctos malayanus*	42,7	125*	
19. *Bos zebu*	35,6		180 (Bos taurus)
20. *Macaca mulatta*	52,5	135/140	
21. *M. nemestrina*	57,5	≦ 171	
22. *Gorilla gorilla*	66,1	um 165	
23. *Pan troglodytes*	68,2	130/140 ?	
24. *Cebus capucinus*	68,1	≦ 180 ?	
25. *Pongo pygmaeus*	70,2	um 180	
26. *Homo sapiens*	214	205	

In allen Fällen, wo der Zeitpunkt des intrauterinen aber geburtsnahen Augenöffnens unbekannt ist, versehe ich die Dauer der Tragzeit mit ≦.

AUTORENHINWEISE ZU TAB. 6

1. 19 Tage Tragzeit (WESSEL, 1967) + 14 PN bis Augenöffnen (FREYE, 1950); 2. mindestens 40 Tage Tragzeit (JOLLER mdl.) + wenige postnatale Tage (EISENTRAUT, 1936); 3. 16 ET (ASDELL, 1964) + 12 PN (MOHR, 1954); 4. 30 ET (GODET, 1951) + 21 PN (MOHR, 1932); 5. 21 ET (MARTIN, 1963) + 14 PN (ADDISON, 1921); 6. MARTIN (1963), GÄTZI mdl.; 7. Tragzeit n. HEDIGER, 1948; 8. 46 ET (ASDELL, 1964) + 14-20 PN (SPRANKEL, 1961); 9. 59/62 ET (ZUCKERMAN, 1952) + 4 PN (PETTER, 1962); 10. 90 ET (ZUCKERMAN, 1952); 11. 77 ET (ASDELL, 1964), 70 ET (KAUFMANN, 1962) + 4 PN (KAUFMANN, 1962); 12. 66 ET (CONDE et al. 1966) + 9/11 PN (LINDEMANN, 1955); 13. NAPIER (1967); 14. ZUCKERMAN (1952); 15. um 6 Mo (NAPIER, 1967); 16. 51/53 ET

(ASDELL, 1964) + 12/14 PN (HALTENORTH, 1968); 17. 9/10 Wo Tragzeit (ASDELL, 1964) + 16/17 PN (LINDEMANN, 1955); 18. die Tragzeit dieses Bären, welcher im Unterschied zu den übrigen Vertretern der Gruppe keine verzögerte Implantation aufweist, beträgt n. DATHE (1963) für zwei Fälle 95 und 96 ET, Zeitpunkt des Augenöffnens für Helarctos malayanus unbekannt, bei andern Ursidae findet die Lidlösung zwischen 20 und 30 PN statt; 19. ADDISON (1928); 20. HINES (1940), 21. ASDELL (1964); 22. DENIKER (1886), BOLK (1926); 23. unsichere Angabe nach einer Abbildung i. SCHULTZ (1940); 24. Tragzeit *C. capucinus* um 180 ET n. ZUCKERMAN (1952), *C. apella* 6 Mo (ASDELL, 1964); 25. TRINCHESE (1870); 26. ASK (1908).

b. *Zum Vorkommen von Dehnungsformen*

Innerhalb der *Marsupialia* (näheres und Autoren MÜLLER, 1969 *a*) gibt es eine erste Gruppe von Vertretern wie *Marmosa cinerea*, *Didelphis virginiana* und *Dasyurus quoll*, deren Entwicklung lediglich postnatal verlangsamt erscheint (Tab. 7). Die *Phalangeroidea* hingegen zeichnen sich durch prae- und postnatale Dehnungen aus. *Macropus giganteus* entwickelt sich während 38 ET, d.i. der dreifachen *Didelphis*-Tragzeit in Grösse und innerer Organisation kaum über den Geburtszustand von *Didelphis virginiana* hinaus. Die Nichtverbesserung des O-Typus trotz genügend langer Entwicklungsdauer geht deutlich einher mit dem Verbleiben auf niedriger Cerebralisationsstufe. Die Gruppe erreicht n. WIRZ (1950) mit einem TI von 11,7 nur eben die Werte primitiver *Eutheria*-Nestflüchter. Dabei dürften n. COLBERT (1965) etwa annähernd gleiche Evolutionsdauern wie bei den *Eutheria* zur Verfügung gestanden haben. Die postnatale Dehnung mit der langdauernden Unreife der Jungen kann durch mütterliche Brutpflege wohl nur zum Teil kompensiert werden; Nichtverbesserung des O-Typus, fehlende Steigerung der Adultcerebralisation, Verminderung der Generationenfolge und langsame postnatale Reifung mögen Gründe dafür sein, dass die *Marsupialia* in jenen geographischen Bezirken grossteils verschwunden sind, wo eine Durchmischung mit den *Eutheria* stattgefunden hat.

Die *Monotremata* weisen wie die *Phalangeroidea* eine gesamthaft verlangsamte Individualentwicklung auf. Auch hier ist gleichzeitig das Verharren auf der Stufe des extremen Nesthockers dazu noch in der primitiven Form des oviparen Stadiums festzustellen.

Wir sehen aufgrund dieser Fakten, wie sehr die Evolution des Ontogenesetypus eine Funktion der Entwicklungsgeschwindigkeit ist, indem der Status des Nestflüchters nur erreicht werden kann, wenn bei Tragzeitverlängerung rasche Geschwindigkeit beibehalten wird.

Während also die bekannten *Marsupialia* und die *Monotremata* gesamthaft den Dehnungsstatus erreicht haben, finden sich bei den *Eutheria* Verlangsamungen vor allem in den primitiv gebliebenen Gruppen. Tabelle 7 und die Angaben im speziellen Teil belegen ihr Vorherrschen bei den *Insectivora*. Bei den *Rodentia* finden sich neben rasch sich differenzierenden auch Formen mit verlangsamter Entwicklung. Für die *Xenarthra* und *Prosimiae* sind mir nur Dehnungsformen bekannt. Im Unterschied zu *Marsupialia* und *Monotremata* werden bei den *Eutheria*

TABELLE 7

Dehnungsformen und O-Typus in den drei Säugergruppen

	Praenatale Entwicklung rasch	Praenatale Entwicklung langsam	Postnatale Entwicklung bis Augenöffnen	Gesamtzeit bis Augenoe	Ontogenesetypus	TI
1. *Ornithorhynchus anatinus* (Monotremata)		26	77		oviparer extremer Nesthocker	
Marsupialia:					vivipare	
2. *Didelphis virginiana*	12¾		58		extreme Nesthocker	5,78
3. *Dasyurus quoll*	12		80			7,64
4. *Antechinus*		31,5	62			
5. *Potorous tridactylus*		38	102 ± 5			11,7
6. *Macropus griseus*		29/33/38	170			
Eutheria:						
7. *Talpa europaea*				51	noch nicht Eu-NH-Nesthocker	4,17
8. *Erinaceus europaeus*				49	Eu-NH-Nesthocker	4,27
9. *Tenrec ecaudatus*				um 72	Übergangsform	3,99
10. *Tupaia glis*				65	,,	9,63
11. *Microcebus murinus*				60/66	,,	10,5
12. *Galago demidowii*				144	primitiver Nestflüchter ?	14,4
13. *Tarsius*				180	primitiver Nestflüchter ?	16,1
14. *Castor castor*				90	primitiver Nestflüchter	12,4

AUTORENHINWEISE

TI der *Marsupialia*: 2 TI Didelphoidea, 3/4 TI Dasyuroidea, 5/6 TI Phalangeroidea n. WIRZ (1950), TI der *Eutheria* n. MANGOLD-WIRZ (1966).
Zeitangaben: 1 n. STARCK (1965), 2-6 s. MÜLLER (1969 *a*), 7-14 s. Autorenhinweise zu Tabelle 6.

jedoch verschiedenste phylogenetische Stufen von Verlangsamungen betroffen: bei den *Insectivora* Nesthocker, Übergangsformen und primitive Nestflüchter, bei den *Rodentia*, *Xenarthra* und *Prosimiae* ausserdem auch höher cerebralisierte Nestflüchter.

c. *Dehnungsformen und heterochrone Entwicklung*

Unter heterochroner Entwicklung verstehe ich ein zeitliches Abweichen in der Ausbildung von Organen und Gestaltmerkmalen gegenüber Vorfahrenformen. Derartige Abweichungen sind mir beim Aufsuchen bestimmter Gestaltstadien in verschiedenen Säugergruppen, vorab bei den *Monotremata*, den *Xenarthra* und den *Artiodactyla* aufgefallen. Da sich die Vertreter dieser Gruppen zugleich durch

TABELLE 8

Gestaltstadien der Artiodactyla und Perissodactyla

		Kopf: Ossifikation und transitorische Verschlüsse	Entstehung des sekundären Gaumens	Gliedmassenossifikation	Urogenitalsystem und Rectum
Bos taurus	STADIUM VF			38/40 mm CARLSEN (1927)	Anus offen bei 26,7 mm POLITZER (1934)
		60 mm WACHNITZ (1937) ADDISON (1921), eigenes Stadium			
Alter n. LESBRE (1897) GURLT i. FRANCKE (1887)	STADIUM Eu-NH			60 mm, 56 ET, CARLSEN (1927) 66 mm PETERSEN (1922)	
		eigene Stadien > 110 mm > 11 Wo			
Ovis aries	STADIUM VF		32 mm, 37 ET STADELMANN (1916)	30/40 mm, 37 ET HARRIS (1936)	32 mm Sinus, 38 mm Rectum offen, POLITZER (1934); Mesonephrosfunktion 16/17 ET DAVIES (1951)
		um 60 mm, 46 ET WACHNITZ (1937)			
	STADIUM Eu-NH			82 mm, 48 ET eigenes Stadium	
		> 82 mm > 48 ET, eigenes Stadium			

TABELLE 8

Gestaltstadien der Artiodactyla und Perissodactyla (Forts.)

		Kopf: Ossifikation und transitorische Verschlüsse	Entstehung des sekundären Gaumens	Gliedmassenossifikation	Urogenitalsystem und Rectum
	STADIUM MAB	125 mm, 60 ET SCOTT (1951)			
Sus domestica	STADIUM VF		29 mm NAUCK (1928) 28 mm SCHORR (1908)	35 mm, 4-6 Wo PATTEN (1948)	20 mm Rectum, 50 mm Sinus offen, POLITZER (1934); Mesonephrosfunktion 29 mm, 30 ET GERSH (1937)
		54 mm, 38 ET ANDERS (1924) 60 mm HESS (1921)			
	STADIUM Eu-NH			< 65 mm < 45 ET PATTEN (1948)	50 mm Sinus urogenitalis offen POLITZER (1934)
		85 mm, 47 ET ANDERS (1924)			
Alter n. STÖCKLI (1923)	STADIUM MAB	vor 152,4 mm, vor 63 ET PARKER (1874)			
Equus caballus	STADIUM VF	40 mm MUGGIA (1931) Lidverschluss noch nicht vorhanden	27 mm, 45 ET, SÖRENSEN (1934)	29 mm CARLSEN (1929) 33 mm CARLSEN (1927)	
Alter n. Angaben i. SAARNI (1921)	STADIUM Eu-NH	72 mm, 62 ET eigenes Stadium 74 mm SÖRENSEN (1930) Lidverschluss eben entstanden		85 mm KÜPFER et al. (1931) 72 mm eigenes Stadium	

stark verlangsamte Entwicklung auszeichnen, ist wohl die Möglichkeit zu bedenken, ob eventuell die Verlangsamung für die Störung der ursprünglichen ontogenetischen Merkmalszuordnung verantwortlich sein könnte. Die *Xenarthra* und *Artiodactyla* zeichnen sich dabei in den mir bekannten Vertretern durchwegs durch eine von der „Norm" abweichende Zuordnung von Gliedmassen- und Kopfdifferenzierung, die *Monotremata* und *Xenarthra* ausserdem durch zeitliche Verschiebung in der Entwicklung der Gliedmassenelemente selbst aus. Die heterochrone Differenzierung erfasst bei den *Artiodactyla* im Sinne einer Retardierung ausserdem die Bildung des Lidverschlusses und die Hirnentwicklung bei *Bos taurus*; nicht verspätet erscheint im Vergleich zum Beispiel mit den *Carnivora* die Gliedmassen-Differenzierung der Vorderextremitäten bis VF, die Entwicklung des Gaumens und des Urogenitalsystems. Tabelle 8 gibt uns über die Entwicklungsprozesse dieser Gruppe eine Übersicht, soweit ich sie durch Literatur belegt fand. Während die Merkmale von VF im Kopf bei Feten von 60/70 mm bei *Bos taurus*, von 60 mm bei *Ovis aries* und von 60 mm auch bei *Sus domestica* verwirklicht sind, erreichen die Gliedmassen dies Stadium schon früher. Zur Zeit, da in VF die Lider eben verwachsen, haben die Vorderextremitäten von *Bos taurus* und *Sus domestica* bereits Merkmale des Stadiums Eu-NH ausgebildet. Die Hintergliedmassen realisieren bei *Bos* Eu-NH-Merkmale gleichzeitig mit dem Kopf. Zum Hirnzustand bei Lidverschluss habe ich für *Bos taurus* an einem eigenen Stadium Strukturierungs-Merkmale gefunden, welche den in Teil 2 aufgeführten Charakteristika anderer *Eutheria* in VF entsprechen.

Um Sukzessionsänderungen zu erkennen, müssen wir uns die Normalsituation kurz vergegenwärtigen:
- nach den langen Gliedmassenelementen ossifizieren die Metacarpalia und -tarsalia, gleichzeitig oder etwas früher die Endphalangen;
- die Grundphalangen verknöchern vor den Mittelphalangen;
- die Ossifikation der Tarsalia beginnt erst, nachdem die Metacarpalia und -tarsalia und ausserdem alle Phalangenglieder diaphysisch ossifiziert vorliegen.

Für *Tachyglossus aculeatus* (Abb. 9 *a*) sind aufgrund der wenigen mir bekannten sowie der in der Literatur dokumentierten Entwicklungsstadien folgende Abweichungen festzustellen: 1. die Mittelphalangen der Hand verknöchern vor den Grundphalangen und bevor die Metacarpalia 2—5 primäre Zentren aufweisen; 2. die Hinterextremitäten zeigen eine Retardierung, die nicht einmal dem in der Anfangsentwicklung starken Gradienten der *Marsupialia* gleichkommt: Wenn n. NESSLINGER (1956) bei *Didelphis virginiana* in der Hand die Metacarpalia 2—5 und gleichzeitig alle Phalangen primäre Zentren aufweisen, sind in der Hinterextremität die Metatarsalia 2—5 und ausser den Endphalangen 2—5 auch die Grundphalangen 2—4 in diaphysischer Ossifikation begriffen. Abbildung 9 *a* belegt den Entwicklungsrückstand gegenüber dieser Situation deutlich.

Welche Abweichungen liegen bei den *Xenarthra* vor? Die von mir unter-

suchten Einzelstadien von *Dasypus novemcinctus* und *Chaetophractus sp.* (Abb. 9 b—d) und die Angaben von URSING (1932) über *Bradypus tridactylus* dokumentieren folgende Änderungen: 1. die Mittelphalangen verknöchern bei *Bradypus tridactylus* und bei *Dasypus novemcinctus* vor den Grundphalangen;

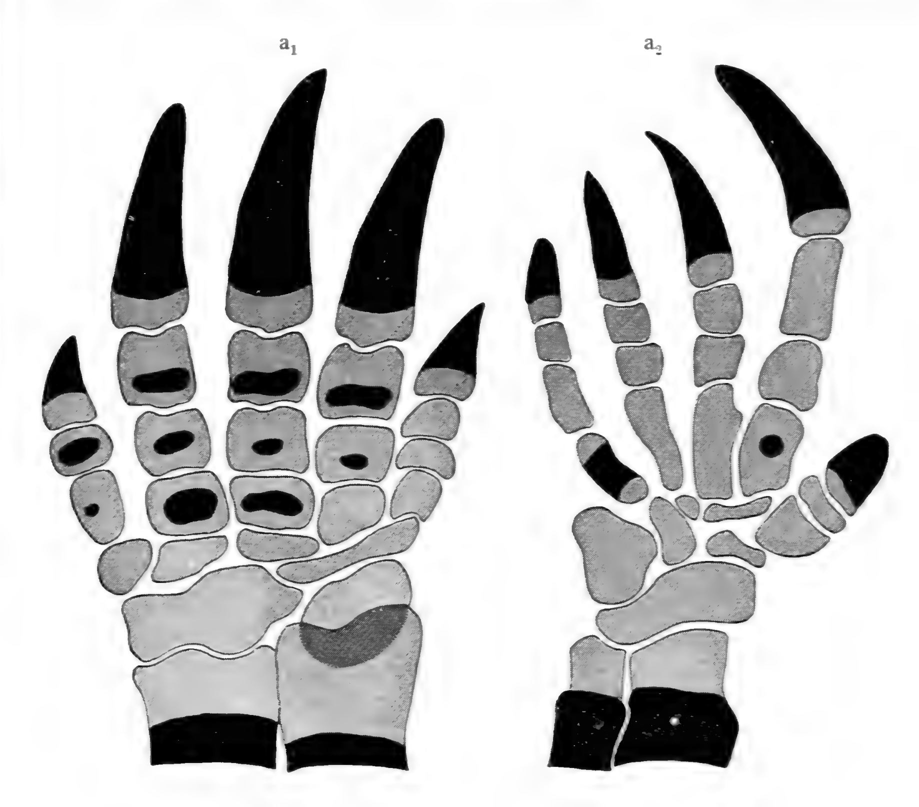
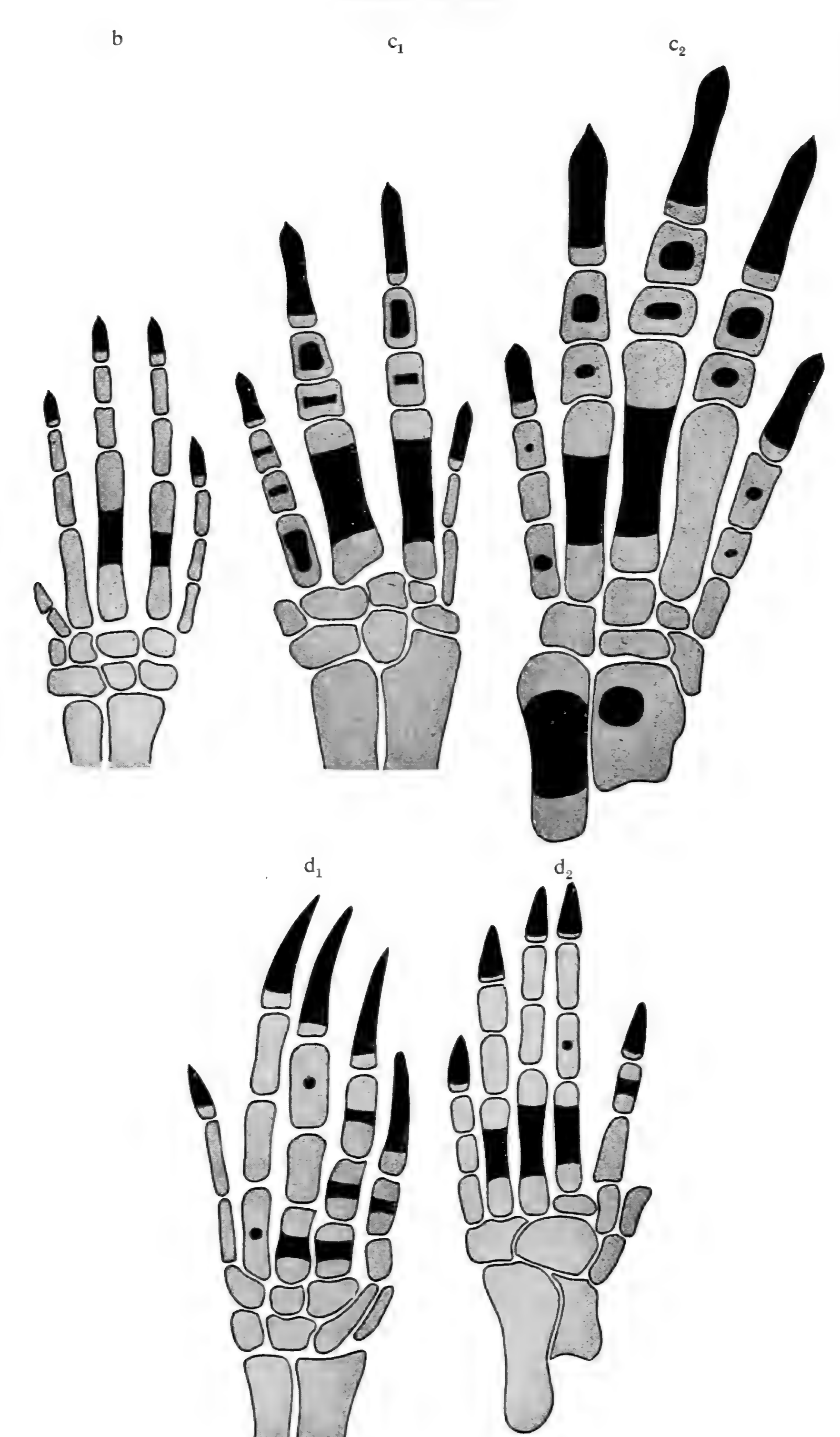


ABB. 9.

Heterochronien in der Gliedmassenentwicklung.
a: *Tachyglossus aculeatus* 180 mm RSST, 3 Mo: Hand a_1, Fuss a_2;
b: Hand von *Dasypus novemcinctus* 54 mm SST;
c: Hand und Fuss von *Dasypus novemcinctus* 70 mm SST;
d: Hand und Fuss eines neugeborenen *Chaetophractus sp.* von 100 mm SST.
(Darstellung nach Aufhellungspräparaten).

2. der Calcaneus ossifiziert bei *Bradypus* bevor die Metatarsalia Zentren aufzeigen. Unsere Abbildung lässt darauf schliessen, dass bei *Dasypus novemcinctus* ähnliche Verhältnisse vorliegen, sind doch die Knochenzentren der Metatarsalia 5 und 1 bei bereits ossifiziert vorhandenem Calcaneus noch dürftig entwickelt.

Ein erstes Auseinanderfallen anfänglich sich zugeordneter Ossifikationsprozesse dürfte auch bei jenen Primaten festzustellen sein, die infolge hoher Cerebralisationswerte eine langsame Gestaltentwicklung aufweisen. Es beginnt


b
c_1
c_2
d_1
d_2

zum Beispiel nach den Angaben in CURGY (1967) bei *Gorilla gorilla* die Carpusverknöcherung, bevor Calcaneus und Talus Zentren aufweisen; ebenfalls bei *Gorilla gorilla* setzt die Epiphysenbildung ein, bevor ausser dem Calcaneus auch der Talus einen primären Ossifikationsherd entwickelt.

II. ZUM VERHÄLTNIS VON GESTALT-UND HIRNENTWICKLUNG

1. *Zur relativen Unabhängigkeit der beiden Prozesse*

Auf eine mögliche Unabhängigkeit der beiden Entwicklungsprozesse wurde ich aufmerksam, als ich sah, dass das Augenöffnen und das mit ihm angezeigte ähnliche Gehirnstadium bei verschiedenen *Eutheria* einem je verschiedenen Gestaltstadium zugeordnet sein kann, nachdem bei diesen selben *Eutheria* Stadium VF neben einem vergleichbaren Gestaltzustand auch übereinstimmende Hirnmerkmale aufweist. Das Augenöffnen kann zum Beispiel schon geschehen, wenn in den Fusswurzel-Elementen die Ossifikation eben erst begonnen hat *(Lepus europaeus)*. Es kann aber auch erst eintreten, wenn sowohl die Fuss- als auch die Handwurzelelemente vollständig ossifiziert vorliegen *(Acomys cahirinus, Oryctolagus cuniculus)*. Bei andern Formen findet die Lidöffnung einem intermediären Gestaltzustand zugeordnet statt *(Microcebus murinus)*. Ich habe das bei Lidverschluss realisierte Hirnstadium einerseits und jenes bei Augenöffnen vorhandene anderseits in Teil 2 ausführlich dargestellt.

Aufgrund dieser Tatbestände lassen sich folgende Angaben zur Differenzierungsgeschwindigkeit der Gestalt- und Hirnentwicklung ableiten:

— Körperentwicklungs- und Hirndifferenzierungsprozesse verlaufen bei vielen *Eutheria* bis zu Stadium VF in bestimmter und übereinstimmender Zuordnung (Ausnahmen: *Ungulata*, *Homo sapiens*).
— Nach dem Erreichen des Lidverschluss-Stadiums findet eine Änderung des Geschwindigkeitsverhältnisses statt: Gestalt- und Hirnentwicklung erfolgen nun in einer gewissen Unabhängigkeit voneinander, indem die Lidöffnung, welche adultnahe Hirnstrukturierung anzeigt, bei verschiedenen *Eutheria* relativ zur Gestaltdifferenzierung früher oder später erreicht werden kann.
— Aus der je übereinstimmenden Hirn- und Gestaltorganisation bei Lidverschluss und der je verschiedenen Zuordnung der Lidöffnung zum Gestaltzustand ergibt sich für verschiedene Formen gleicher Cerebralisationshöhe, dass sie nach Stadium VF eine verschieden rasche Hirnentwicklung realisieren können.

Abbildung 10 stellt diese Unabhängigkeit an drei vergleichbar cerebralisierten *Eutheria: Microcebus murinus*, *Oryctolagus cuniculus* und *Lepus europaeus* dar.

Während die Lidverschluss-Stadien hinsichtlich der Gestalt- und Hirnmerkmale noch übereinstimmen, ist das Lidöffnen einem je verschiedenen oben erwähnten Gestaltstadium zugeordnet. *Oryctolagus cuniculus* hat nach VF eine langsamere relative Hirnentwicklungs-Geschwindigkeit als *Microcebus murinus* und *Lepus europaeus.*

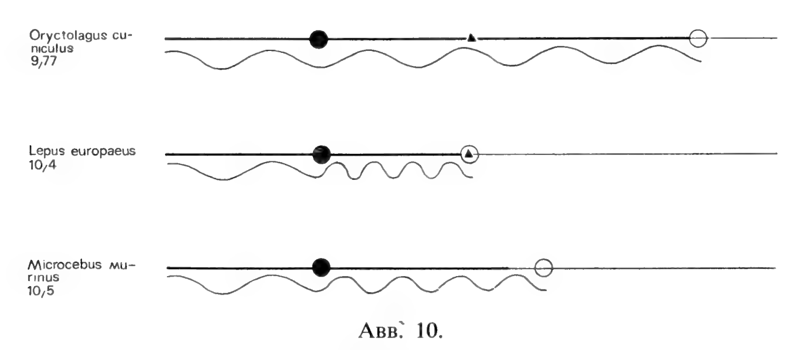


ABB. 10.

Unabhängigkeit von Gestalt- und Hirnentwicklung.
In Stadium VF stimmen die drei ähnlich cerebralisierten *Eutheria* bezüglich Gestalt- und Hirnzustand noch überein. Das Augenöffnen (und der mit ihm angezeigte adultähnliche Differenzierungsgrad des Gehirns) ist einem je verschiedenen Gestaltstadium zugeordnet.

2. *Zur Frage einer phylogenetischen Veränderung der Geschwindigkeit in der Hirnentwicklung*

Die eben besprochenen Geschwindigkeitsunterschiede, die nach Erreichen des Stadiums VF festzustellen sind und die in der besprochenen Weise angezeigt werden durch je verschiedene Zuordnung von Körpermerkmalen und Lidöffnung, sind in Tabelle 9 für weitere Beispiele dokumentiert. Im oberen Tabellenabschnitt sind Nesthocker, im unteren Nestflüchter aufgeführt. Es stellt sich nun die Frage, wie die Geschwindigkeitsunterschiede in der Hirndifferenzierung verschiedener Formen in der Stammesgeschichte sich ergeben haben können. Sind sie eventuell Ausdruck einer unterschiedlichen Ausgangssituation in dem Sinn, dass *Mus musculus* auf Vorfahren mit langsamer, *Tupaia glis* auf solche mit rascher Hirnentwicklung zurückzuführen wäre ?

Wenn wir sowohl die Nesthocker- als die Nestflüchterreihe in Tabelle 9 ins Auge fassen, müssen wir eine derartige Erklärungsmöglichkeit verwerfen. Denn wir sehen, dass die Extreme in der Folge durch Repräsentanten der gleichen systematischen Gruppe vertreten sind: in *Castor canadensis* und *Mus musculus* als Vertretern der *Rodentia*, in *Lepus europaeus* und *Oryctolagus cuniculus* als Vertretern der *Lagomorpha*. Wenn so der Unterschied wohl nicht auf verschiedene Ausgangsgeschwindigkeit zurückgeführt werden kann, bleibt die Annahme möglich, dass eine Geschwindigkeitsänderung erst im Verlaufe der Nesthockerphase sich ergeben habe.

TABELLE 9

Frühes und spätes Augenöffnen
bei niedrig cerebralisierten Eutheria-Nesthockern und -Nestflüchtern

	RELATIV ZUR GESTALTENTWICKLUNG frühes				RELATIV ZUR GESTALTENTWICKLUNG spätes Augenöffnen
NESTHOCKER	*Tupaia glis*	*Microcebus murinus*		*Rattus norvegicus* *Mesocricetus auratus*	*Mus musculus* *Myotis myotis* *Oryctolagus cuniculus*
PRIMITIVE NESTFLÜCHTER	*Lepus europaeus* *Castor canadensis*		*Cavia cobaya*		*Acomys cahirinus*

Untersuchen wir ausser den obengenannten Nesthockern und primitiven Eu-Nestflüchtern auch höhere *Eutheria* auf ihr Geschwindigkeitsverhältnis von Körper- und Hirnentwicklung, so ergibt sich Tabelle 10. Wir ordnen die daraufhin bekannten Säuger so an, dass wir für Cerebralisationsstufen von je 10 eine neue Reihe bilden. Die Gestaltstufen, ausgedrückt durch fortschreitenden Ossifikationszuwachs der Extremitäten, sind von links nach rechts berücksichtigt. Eine bestimmte Form besetzt jenes Feld, das zugleich durch den Hirnindex und durch den bei Augenöffnen realisierten Gliedmassenzustand definiert ist. *Felis domestica* mit Augenöffnen zur Zeit, da Calcaneus, Talus und zwei Carpuselemente in Verknöcherung befindlich sind, besetzt mit TI = 19,5 das 4. Feld in der 2. Reihe. Schon ein oberflächlicher Blick auf die Übersicht, welche also Gestalt- und Cerebralisationsmerkmale der dokumentierten *Eutheria* berücksichtigt, zeigt eine Häufung der Vertreter, die bei MAB die Augen öffnen (3. Vertikalreihe). Es gehören zu ihnen ausser den Pongiden auch *Homo sapiens*. Weiter stellen wir fest, dass ausser den Primaten auch die übrigen hoch cerebralisierten *Eutheria* links in der Darstellung stehen: *Cetacea* und *Proboscidea* weisen relativ zur Gestaltentwicklung noch früheres Augenöffnen auf als die Primaten. Über Einzelheiten der Tabelle gibt ihr Begleittext mit Literaturangaben Aufschluss. Für eine Interpretation der Geschwindigkeitsänderungen bestehen zwei Möglichkeiten:

1. die Zuordnung des Augenöffnens zu noch wenig differenzierter Gestaltorganisation sei die ursprüngliche, spätes Augenöffnen habe sich erst im Verlaufe der *Eutheria*-Phylogenese ergeben infolge einer Verlangsamung der Hirn- gegenüber

Tabelle 10

Hirn-Entwicklungsgeschwindigkeit : Lage der Lidöffnung relativ zur Gestaltsituation

Total-index	Keine Tarsus-ossifikation	Calcaneus oder Talus ossifizierend	Calcaneus und Talus in Ossifikation	1-2 Carpus-elemente	5-6 Zentren fehlen im Tarsus und Carpus	Noch 3 Ossi-kationszentren fehlen	Tarsus und Carpus vollständig in Verknöcherung
— 10			*Tupaia glis* (9,86) *1* *Lepus europaeus* (10,4) *2*		*Cavia cobaya* 6,0 *3*	*Rattus* 5,5 *4* *Mesocricetus* 5,39 *5*	*Acomys cahirinus* *6* *Mus musc.* 3,85 *7* *Myotis myotis* 3,8 *8*
10-20		*Bradypus griseus* (11,5) *9*	*Dasypus novemcinctus* 11,7 *10* *Castor canadensis* (12,4) *11* *Galago senegalensis* (14,4) *12* *Perodictius potto* 16,9 *13*	*Felis domestica* 19,5 *14*	*Hippopotamus amphibius* 17 *15*		*Oryctolagus cuniculus* 9,77 *16*
20-30			*Nasua rufa* 22,9 *17* *Callithrix jacchus* 21,4 *18*	*Canis familiaris* (26/27) *19*	*Sus scrofa* ,22,7 *20*		
30-40		*Tremarctos ornatus?* *21*	*Bos taurus* (35,6) *22*				
40-50			*Semnopithecus* (TI?) *23*				
50-60			*Macaca ira* (TI?) *24*	*Macaca mulatta* 52,5 (4 Carpalia ossifiziert) *25*			
60-70			*Gorilla gorilla* 66,1 *26* *Pan troglodytes* 68,2 *27* *Cebus capucinus* 68,1 *28* *Pongo pygmaeus* 70,3 *29*	*Hylobates* (lar?) (keine Carpalia in Ossifikation) *30*			
> 100	*Cetacea* *31* *Elephas maximus* 150 *32* *Loxodonta africana* *33*						
> 200			*Homo sapiens* 214 *34*				

AUTORENHINWEISE UND BEMERKUNGEN ZU TAB. 10

Die folgende Numerierung bezieht sich auf die in den Feldern angebrachten Ziffern. Von den zwei zu einer Form gehörenden Angaben bezieht sich die erste auf den Ossifikationszustand der Extremitäten, die zweite auf den Zeitpunkt der Lidöffnung.

1. SPATZ (1967) Beleg für Malleusablösung; Einstufung nur dann richtig, wenn bei *Tupaia glis* eine mit andern Formen bei MAB übereinstimmende Gliedmassenossifikation vorliegt; SPRANKEL (1961).
2. PETRI (1935); HEDIGER (1948); MOHR (1954).
3. CURGY (1967); MARTIN (1963); GATZI (unv.).
4. CURGY (1967); ADDISON (1912).
5. CURGY (1967); MOHR (1954).
6. Aufhellungspräparat und Schnittserien von Neonaten; DIETERLEN (1963).
7. CURGY (1967); MOHR (1953).
8. JOLLER (i. Vorbereitung).
9. Platz unsicher wegen anderer Ossifikationsfolge; URSING (1932); BOEKER (1932).
10. Eigenes Stadium von 70 mm SST mit offenen Augen; Aufhellungspräparat der Extremitäten, Schnittserie mit Kieferregion.
11. SCHINZ (1965); SHADLE (1930).
12. Platz unsicher; bei einem Neonatus von 72 mm SST sind im Aufhellungspräparat 3 Tarsus-Elemente mit einem Verknöcherungszentrum festzustellen; das Augenöffnen geschieht n. BUTLER (1960) jedoch schon bei einem Feten von 54 mm SST.
13. Eigenes Stadium eines Neonaten von etwa 80 mm SST mit offnen Augen.
14. CURGY (1967).
15. Platz könnte auch etwas weiter links liegen, weil nicht feststeht, dass es sich um ein frühestes Stadium mit schon offenen Augen handelt; TOLDT (1919).
16. GATZI (1969); NACHTSHEIM (1935); ORR (1942).
17. TOLDT (1914): aus dem Röntgenogramm eines Neonaten mit offenen Augen geht mit Sicherheit hervor, dass alle Phalangenglieder primäre Ossifikationszentren aufweisen, Tarsuselemente ?; de BEAUX (1923).
18. PETRI (1935) und eigenes Stadium mit offenen Augen, Aufhellungspräparat und Schnittserie durch Ohrregion.
19. CURGY (1967); MENZEL i. SCHNEEBELI (1958).
20. CURGY (1967); HESS (1921).
21. Platz nicht gesichert, nach Röntgenbild i. DATHE (1968) scheint der Tarsus ein ossifiziertes Element zu enthalten.
22. CURGY (1967); ADDISON (1921).
23. RICKENMANN (1957).
24. Aufhellungspräparat der Gliedmassen eines Feten von 105 mm SST mit offenen Augen.
25. Van WAGENEN (1964); HINES (1940): slitlike opening in the middle third of the lids, vollständige Offnung mit 140 ET. Nun bilden sich in eben diesem Zeitabschnitt eine Reihe neuer Ossifikationszentren. Ich gliedere in vorliegender Tabelle *Macaca mulatta* für ein Augenöffnen bei 135 ET ein.
26. DENIKER (1886); BOLK (1926) erwähnt für *Gorilla* 170 mm SST die Lidspalte.
27. SCHULTZ (1940). Nach Tafel 1 i. SCHULTZ scheint beim Fetus von 126 ET und 70 mm Rumpfhöhe beginnende Lidöffnung vorhanden. BOLK (1926) erwähnt die Lidspalte für einen Feten von 185 mm.
28. Aufhellungspräparat eines Neonaten von 250 g Gewicht mit offenen Augen.
29. CURGY (1967); TRINCHESE (1870).
30. DENIKER (1886).
31. BURLET (1915); RIDEWOOD (1923); BROMAN i. PÜTTER (1910); KÜKENTHAL (1889).
32. TOLDT (1916).
33. EALES (1925, 1926, 1931).
34. CURGY (1967); ASK (1908).

Die Übersicht ist bei den zur Verfügung stehenden Daten nicht völlig exakt zu geben. Es fehlen vor allem Mittelwerte für das Augenöffnen. Für Säuger mit langer Ontogenesedauer ist die Eingliederung sicherer, weil hier die Ossifikationsprozesse sehr langsam ablaufen. Bei den Carpalia habe ich Pisiforme 1 und 2 als 1 Element betrachtet, mehrere Centralia als ein Ossifikationszentrum gerechnet.

der Gestaltentwicklung. Für diese Ansicht könnte sprechen, dass verlangsamte Hirndifferenzierung bei primitiv gebliebenen *Eutheria* anzutreffen ist, sowie der Umstand, dass innerhalb der Säuger rasche gegenüber verlangsamter Entwicklung eher ursprünglich zu sein scheint.

2. Es könnte das späte Augenöffnen, d.h. die relativ langsame Hirndifferenzierung die Ausgangssituation charakterisieren, früheres Augenöffnen wäre dann als Folge einer Geschwindigkeitsbeschleunigung aufzufassen. Für diese Anschauung dürfte vor allem der Umstand sprechen, dass bei *Homo sapiens*, ev. auch bei den *Cetacea*, Anzeichen für weitere Beschleunigung der Hirnentwicklung vorhanden sind (vergleiche Tab. 6 die Zeit, die *Homo sapiens* trotz seines viel höheren TI für die Differenzierung des Gehirns bis Lidöffnen mit den Primaten gemeinsam hat).

III Aussagen zur Evolutionsgeschwindigkeit

Ontogenetische Geschwindigkeitsverhältnisse müssen insofern Aussagen zur Evolutionsgeschwindigkeit erlauben, als Stammesgeschichte sich in einer ununterbrochenen Folge von allmählich sich verändernden Ontogenesen ereignet. Übereinstimmende Evolutionspotenzen vorausgesetzt, wird das Ausmass von Veränderungen während einer bestimmten stammesgeschichtlichen Periode umso grösser sein, je mehr Ontogenesen an einer Reihe beteiligt sind, das heisst, je rascher die Generationen sich ablösen, je rascher die individuelle Entwicklungsgeschwindigkeit ist. Vom modifizierenden Einfluss der Umwelt muss ich in bewusster Abstraktion absehen, obwohl ich damit eine Vereinfachung des Problems in Kauf nehme.

1. *Zur mutmasslichen Anfangsgeschwindigkeit*

Die Geschwindigkeit einer neuen Säugergruppe muss so beschaffen sein, dass die zur Arterhaltung erforderliche rasche Generationenfolge garantiert wird. Es sind für die stammesgeschichtliche Startperiode rasche Entwicklungsgeschwindigkeiten günstiger als langsame.

Beispiele für Formen, die möglicherweise Säuger-Anfangsgeschwindigkeiten beibehalten haben, dürften sein *Dasyurus quoll*, der sich in 12 ET zum extrauterin lebensfähigen Beutler entwickelt u. der die Zitze der Mutter durch eigene Kraft erreicht, *Didelphis virginiana* mit Geburt nach 12¾ ET und sich wie *Dasyurus quoll* verhaltend, *Mesocricetus auratus*, die sich mit übereinstimmender Geschwindigkeit (Müller, 1969 *a*) in 16 ET zu einem bereits fortgeschritteneren Neonaten der Organisation Eu-NH differenziert. Es weisen diese drei Säuger für

Cerebralisationsstufe TI < 10 die rascheste bis heute bekannte praenatale Entwicklungsgeschwindigkeit auf.

Im Falle von *Didelphis virginiana* und der übrigen primitiven Beutler stellen sich gegenüber den *Eutheria* folgende Unterschiede dar. Während *Mesocricetus* die rasche praenatale Entwicklungsgeschwindigkeit auch nach Geburt beibehält, zeigen schon die primitiven *Marsupialia* die S.588 erwähnten postnatalen Dehnungen. Durch sie werden die Generationenfolgen stark vermindert. *Didelphis virginiana* bringt zwar pro Wurf etwa 8 Junge zur Aufzucht. Die intensive Brutpflege und die langsame nachgeburtliche Entwicklung erlauben jedoch nicht mehr als zwei Würfe pro Jahr. Die neue Generation wird nach etwa 12 Monaten fortpflanzungsreif. Bei den Macropodiden mit einem einzigen Jungen pro Geburt kommt die Gruppe schon an sich in einen evolutionskritischen Bereich. Die Geschlechtsreife wird in mittleren Klimagebieten und bei guten Nahrungsbedingungen erst nach 2—3 Jahren erreicht. *Mesocricetus auratus* hingegen wirft 3 bis 4 mal pro Jahr, die durchschnittliche Wurfgrösse beträgt 7 Junge, die Geschlechtsreife tritt mit 2 Monaten ein. *Mus musculus* bekommt pro Jahr 3 bis 5 mal je 6 und mehr Junge, die nach 1—2 Monaten geschlechtsreif sind.

2. *Zur Frage nach Evolutionsstillständen*

Es mag vermessen oder unvorsichtig erscheinen, von Stillständen in der stammesgeschichtlichen Entwicklung zu sprechen. Dies vorab, wenn es sich wie im Falle der *Mammalia* um eine zoologische Gruppe handelt, die sich in Zahl und Mannigfaltigkeit der rezenten Formen besonders auszeichnet. Die phylogenetischen Prozesse scheinen einerseits noch immer in Fluss und sind anderseits so komplex, dass sicher für eine Beurteilung der Phänomene grösste Zurückhaltung geboten ist. Nun haben wir es bei den Ontogenesetypen innerhalb der Säuger aber nicht mit Einzelfakten, sondern mit Ganzheiten zu tun, für welche wir bestimmte Gesetzmässigkeiten des Werdens kennen und für deren stammesgeschichtliche Stufung also Kriterien vorliegen. Wenn für alle *Mammalia* ein übereinstimmender Evolutionstrend angenommen wird und dann festgestellt werden kann, dass eine Form zum Beispiel auf der Stufe des extremen Nesthockers sich befindet, statt wie andere zu jener des Nestflüchters sich fortentwickelt zu haben, so liegt die Vermutung nahe, es könnte hier eine Blockierung phylogenetischer Prozesse vorliegen.

a. *Dehnungsformen und Evolutionsblock*

Der Beibehaltung eines primitiven O-Typus begegnen wir bei den *Monotremata*, *Marsupialia*, bei Vertretern der *Insectivora* und der *Rodentia*. Die zeitliche Situation, welche an sich eine Steigerung der Hirnmasse erlauben könnte, aber nicht dafür ausgenützt wird, bringt die schon erwähnte Verlangsamung der Evolutionsgeschwindigkeit durch Verminderung der Generationenfolge. Kritisch

wird die Lage vor allem bei jenen Säugern, welche ausser der Dehnung auch eine Reduktion der Wurfgrösse realisiert haben. (S.67). Wir kommen im 4. Teil auf weitere Beispiele zu sprechen.

b. *Fehlen der Tragzeitverlängerung*

Das Verharren auf einer primitiven Stufe des O-Typus kommt ausser bei den Dehnungsformen auch dort vor, wo eine stammesgeschichtliche Tragzeitverlängerung fehlt. Obwohl bei den betroffenen Formen rasche Entwicklungsgeschwindigkeit vorliegt, kann wegen dieses Mangels eine Weiterentwicklung des O-Typus nicht stattfinden. Es gehören zu ihnen *Didelphis virginiana* als extremer und *Mesocricetus auratus* als Eu-NH-Nesthocker, welche im Falle von *Didelphis* keine, in jenem von *Mesocricetus auratus* lediglich eine geringe Tragzeitverlängerung (von $13\frac{1}{4}$ auf 16 ET) durchlaufen haben. Allgemein gesprochen gehören zu den auf diese Weise in ihrem Fortschreiten zu höherem O-Typus blockierten *Eutheria*-Nesthocker und primitive Eu-Nestflüchter, die ursprüngliche Entwicklungsgeschwindigkeit aufweisen, ausser *Mesocricetus auratus* auch *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, *Clethrionomys glareolus*, *Oryzomys palustris* u.a.

Zusammenfassung

1. Innerhalb der primitiven *Eutheria* wird beim Fortschreiten vom Nesthocker zum primitiven Eu-Nestflüchter der Zeitplan für die Gestaltentwicklung nicht verändert. Der Übergang vom einen zum andern O-Typus ist im einfachsten Fall (Augenöffnen bei vollendeter Ossifikation) die Folge eines verlängerten intrauterinen Aufenthaltes: *Acomys*-Typus.

Die Zeitdauer bis Lidverschluss gibt Hinweise zur Evolution der *Eutheria* aus *Proto-Eutheria* und *Reptilia*.

2. Ein veränderter Zeitplan für die Gestaltentwicklung findet sich bei höher cerebralisierten *Eutheria*, die in der Regel dem Nestflüchter-Typus zugehören. Die einzelnen Entwicklungsabschnitte (ausgenommen die Implantationsphase) erscheinen gegenüber jenen der primitiven Formen mit einem Faktor erweitert, die Gestaltdifferenzierung dehnt sich auf längere Zeitabschnitte aus.

Zu diesen höher cerebralisierten *Eutheria* mit verändertem Zeitplan gehören auch die *Fissipedia*, obwohl die meisten von ihnen auf dem Status des Nesthockers verblieben sind. Der Abstand, der die gestaltlich schon hoch differenzierten Neonaten von der Nestflüchterreife noch trennt, ist relativ klein.

Der in der Praezedenzregel von PORTMANN festgestellte Tatbestand, nach welchem höhere Cerebralisation erst bei Nestflüchtern erreicht wird, ist vor allem

darauf zurückzuführen, dass erst bei ihnen die notwendigen langen intrauterinen Entwicklungszeiten für grössere Massenentfaltung des Gehirns vorhanden sind.

Auch die merkwürdige Aufeinanderfolge von verschiedenen Ontogenesetypen bei der Abstammung der Säuger aus Reptilvorfahren findet von diesen zeitlichen Aspekten her eine mögliche Erklärung.

3. Veränderte Zeitpläne von der Art der hochcerebralisierten *Eutheria* finden sich bereits schon bei primitiv gebliebenen Säugern, welche also die zeitlichen Voraussetzungen zur Realisation grössermassiger Gehirne gleichsam nicht ausnützen. Gestalt- und Hirnentwicklung sind bei ihnen verlangsamt. Die Evolutionschancen dieser Dehnungsformen erscheinen vermindert.

Die bei Dehnungsformen zu beobachtenden Heterochronien in der Gestaltdifferenzierung werden dargestellt.

Résumé de la IIIe partie

1. Parmi les *Eutheria* primitifs, la chronologie du développement somatique n'est pas modifiée par la progression du nidicole au nidifuge. Elle est due à la prolongation de la période intra-utérine.

2. Une chronologie modifiée du développement somatique s'observe chez des *Eutheria* à haute cérébralisation, qui appartiennent généralement au type nidifuge. Les périodes embryologiques (à l'exception de celle qui précède l'implantation) sont prolongées par rapport à celles des formes primitives. La différenciation somatique est ralentie. La plupart des *Fissipedia* hautement cérébralisés ont gardé l'état de nidicole. Les nouveau-nés à caractères somatiques avancés ouvrent les yeux relativement peu de temps après la naissance.

Selon la règle de précédence de Portmann, une cérébralisation supérieure n'apparaît que chez les nidifuges. Elle s'explique surtout par le fait que, chez eux, les durées de développement intra-utérin sont devenues assez longues pour une augmentation de la masse cérébrale.

La succession particulière de différents types d'ontogenèse dans la descendance des mammifères à partir des reptiles semble correspondre aux changements successifs de la durée de développement.

3. Des chronologies modifiées du type de celle des *Eutheria* hautement cérébralisés existent déjà chez des mammifères restés primitifs. Les développements somatique et cérébral se trouvent ralentis chez eux. Les chances d'évolution de ces formes paraissent diminuées. Quelques hétérochronies observables chez des formes à différenciation ralentie sont décrites.

Summary of part III

1. Among primitive *Eutheria*, the succession of events in the somatic development is not altered by evolution from the nidicolous to the primitive *Eutheria*-nidifuge type. In the simplest case *(Acomys cahirinus)* the passage from the one ontogenetical type to the other is a result of the longer intrauterine period.

2. A modified chronology of somatic development appears in the highly cerebralized *Eutheria*, which usually are of the nidifuge type. The different developmental phases (except that preceeding the implantation) are prolonged in comparison the those of the primitive forms. Somatic differentiation is spread over a longer period.

Most of the highly cerebralized *Fissipedia* have kept the nidicolous state. The interval which separates their already highly differentiated newborns from the maturity level of nidifuges is comparatively small.

The rule of precedence by Portmann means that a higher degree of cerebralization only takes place in nidifuges; this is due above all to the longer duration of intrauterine development, which is necessary for an increase of the brain mass. The particular succession of different ontogenetical types found in the mammalian lineage from the reptiles may also correspond to the modifications of the developing time.

3. Altered chronologies, as found in the highly cerebralized *Eutheria*, already exist in some primitive mammals. In these mammals, both brain and body development are delayed; their odds of further evolution seem reduced. Heterochronies observed in some of these delayed types are presented.

LITERATUR

Adams, L. E. 1903. *A contribution to our knowledge of the mole Talpa europaea.* Mem. Manch. Lit. Phil. Soc. 47: 1-39.

— 1909. *Some notes on the breeding habits of the common mole.* Mem. Proc. Manch. Lit. Phil. Soc. 54: 1-9.

Addison, W. et H. How. 1921. *The development of the eyelids of the Albino Rat until the completion of disjunction* Am. J. Anat. 29: 1-33.

Althaus, P. 1937. *Zur Ontogenie des Centetes-Gebisses.* Med. dent. Diss., Bern.

Altner, G. 1968. *Histologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen zur Ontogenie und Phylogenie des Handskeletts von Tupaia glis (Diard 1820) und Microcebus murinus (J. F. Miller, 1777).* Inaug. Diss., Giessen.

Anders, J. 1924. *Untersuchungen über das Auftreten und die weitere Entwicklung der embryonalen Hirnschädelknochen des Schweines.* Morph. Jb. 53: 259-303.

ANDREJEVA, E, G. 1937. *Die Verknöcherung des Extremitätenskeletts der kirgisischen Fettsteiss-Schafembryonen.* C. R. Acad. Sci. URSS 16: 183-87.

— 1940*a*. *Ossification of the embryonic skeleton in some breeds of finewooled sheep (Merino and Precocė).* C. R. Acad. Sci. URSS 27: 409-11.

— 1940*b*. *Skeleton of structure in new-born Astrakhan Lambs in relation to supply of food to their mothers.* C. R. Acad. Sci. URSS 27: 746-49.

ARNOLD, E. 1928. *Das Primordialcranium eines Pferdeembryos von 3,6 cm SSL.* Gegenb. Morph. Jb. 60: 1-60.

ASDELL, S. A. 1964. *Patterns of Mammalian reproduction.* 2. ed. Cornell Univ. Press. New York.

ASK, F. 1908. *Über die Entwicklung der Lidränder, der Tränenkarunkel und der Nickhaut beim Menschen.* Anat. H. 36: 191-279.

AUGIER, M. 1935. *Recherches sur le développement du crâne osseux et cartilagineux chez le fœtus de Sus scrofa dom.* Arch. Anat. Hist. Embr. Strsb. 19: 89-133.

BEAUX, O. de. 1923. *Studien über neugeborene Säugetiere (äussere Form).* Zool. Jb. Abt. Syst. 47:331-78.

BELLMER, E. H. 1963. *The time of embryonic fusion of the malleus and incus of the guinea pig.* Am. Midl. Nat. 69: 426-34.

BOEKER, H. 1932. *Beobachtungen und Untersuchungen an Säugetieren während einer biologisch-anatomischen Forschungsreise nach Brasilien.* Morph. Jb. 70: 1-66.

BOGOLYUBSKY, S. N. 1940. *On the relative development of exterior characters in the sheep during the prenatal period.* C. R. Acad. Sci. URSS 27: 876-78.

BOLK, L. 1926. *Vergleichende Untersuchungen an einem Fetus eines Gorillas und eines Schimpansen.* Z. Anat. Entw. g. 81: 1-89.

BOYER, C. 1948. *Development of the golden hamster Cricetus auratus, with special reference to the major circulatory channels.* J. Morph. 82: 1-38.

— 1953. *Chronology of development for the golden Hamster.* J. Morph. 92: 1-39.

BURLET, H. M. de. 1915. *Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. III. Das Primordialkranium eines Embryo von Balaenoptera rostrata (105 mm).* Morph. Jb. 49: 119-78.

BUTLER, H. 1960. *Some notes on the breeding cycle of the Senegal-Galago.* Proc. zool. Soc. Lond. 135: 423-30.

CARLENS, O. 1927. *Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung des Extremitätenskeletts beim Pferd und Rind.* Morph. Jb. 58: 153-96, 368-430.

— 1928. *Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung des Beckenskeletts beim Pferd und Rind.* Morph. Jb. 60: 323-58.

COLBERT, E. H. 1965. *Die Evolution der Wirbeltiere.* Stuttgart.

CURGY, J. J. 1965. *Apparition et soudure des points d'ossification des membres dans la série des Mammifères.* Mem. Mus. nat. Hist. nat. Paris. A. Zool. 32: 173-307.

DATHE, H. 1966. *Einige Bemerkungen zur Zucht des Malaienbären Helarctos malayanus.* Zool. G. 32: 193-98.

DAVIES, J. 1951. *Nephric development in the sheep with reference to the problem of the ruminant pronephros.* J. Anat. 85: 6-11.

DENIKER, J. 1886. *Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes. Fœtus de Gorille et de Gibbon comparés aux anthropoïdes jeunes et adultes.* Thèse, Paris.

Dieterlen, F. 1963. *Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese der Stachelmaus (Acomys cahirinus) und Wanderratte (Rattus norvegicus). Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren.* Z. Säugetier k. 28: 193-227.

Drews, M. 1934. *Über Ossifikationsvorgänge am Katzen- und Hundeschädel.* Morph. Jb. 73: 185-237.

Dufaure, J. P. et J. Hubert. 1961. *Table de développement du lézard vivipare, Lacerta (Zootoca) vivipara Jacquin.* Arch. Anat. microsc. Morph. exp. 50: 309-27.

Eales, N. B. 1925. *External features, skin and temporal gland of a fœtal african elephant.* Proc. zool. Soc. Lond.: 445-56.

— 1926. *The anatomy of the head of a fœtal African elephant, Elephas africanus (Loxodonta africana).* Trans. R. S. Edb.: 491-551.

— 1928. *The anatomy of a fœtal African elephant, Elephas africanus (Loxodonta africana), the body muscles.* Trans. R. S. Ed. 4: 609-42.

Eibl-Eibesfeldt, I. 1950. *Beiträge zur Biologie der Haus- und der Aehrenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern* Z. Tierpsychol. 7: 558-87.

Eisenberg, J. and N. Muckenhirn. 1967. *The reproduction and rearing of tenrecoid insectivores in captivity.* Int. zool. Yearb. 8: 106-110.

Eisentraut, M. 1936. *Die Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse.* Z. Morph. Oekol. Tiere 31: 27-63.

Ewart, J. C. 1917. *Studies on the development of the horse. I. The development during the third week.* Trans. R. S. Ed. 51: 287-329.

Frick, H. und U. Heckmann. 1955. *Ein Beitrag zur Morphogenese des Kaninchenschädels.* Acta anat. 24: 268-314.

Gätzi, V. 1969. *Ossifikation der Extremitäten des Kaninchens (Oryctolagus cuniculus).* Rev. suisse Zool. 76: 383-86.

Gersh, I. 1937. *The correlation of structure and function in the developing mesonephros and metanephros.* Contr. embryol. 153: 35-58.

Godet, R. 1951. *Contribution à l'éthologie de la Taupe.* Bull. Soc. Zool. Fr. 76: 107-28.

Grange, W. B. 1932. *Observations on the snowshoe hare, Lepus americanus phaenotus Allen.* J. Mamm. 13: 1-19.

Graves, A. P. 1945. *Development of the golden hamster, Cricetus auratus Waterhouse, during the first nine days.* Am. J. Anat. 77: 219-51.

Gregory, P. W. 1930. *The early embryology of the rabbit.* Carn. Ibst. Wash. Publ. 125: 141-68.

Hall, V. E. and G. N. Pierce. 1934. *Litter size, birth weight and growth to weaning in the cat.* Anat. Rec. 60: 111.

Haltenorth, T. and H. Roth. 1968. *Short review of the biology and ecology of the red fox Canis vulpes (Linné 175.).* Säug. t. kd. Mittl. 16: 339-52.

Harman, M. and D. M. Prickett. 1931. *The development of the external form of the Guinea-pig (Cavia cobaya) between the ages of eleven days and twenty days of gestation.* Am. J. Anat. 49: 335-73.

— 1932. *The development of the external form of the Guinea-Pig (Cavia cobaya) between the ages of 21 days and 35 days of gestation.* J. Morph. 45: 493-515.

Herman, M. and O. B. Saffry. 1934. *The skeletal development of the anterior limb of the Guinea-Pig, Cavia cobaya Cuv. from the 25-day embryo to the 161-day postnatal Guinea-Pig.* Am. J. Anat. 54: 315-31.

Harris, H. A. 1937. *The foetal growth of the Sheep.* J. Anat. Lond. 71: 516-27.

HEDIGER, H. 1945. *Zur Biologie des Eichhörnchens (Sciurus vulgaris L.)* Rev. suisse Zool. 52: 361-70.

— 1954-1961. *Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo.* Reinhardt, Basel.

HENNEBERG, B. 1937. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wanderratte (Rattus norvegicus Erxleben).* Jena.

HERTER, K. 1933. *Gefangenschaftsbeobachtungen an europ. Igeln.* Z. Säugetier k. 8: 195-218.

HESS, A. 1921. *Die Entwicklung des Lides beim Hausschwein.* Inaug. Diss., Zürich.

HEUSER, C. H. and G. L. STREETER. 1929. *Early stages in the development of pig embryos from the period of initial cleavage to the time of the appearance of limb-buds.* Carn. Inst. Publ. 294: 1-30.

— 1941. *Development of the macaque embryo.* Contr. Embryol. 29: 15-55.

HILL, J. P. and W. C. O. HILL. 1955. *The growth stages of the pouch young of the native cat (Dasyurus viverrinus) together with observations on the anatomy of the newborn young.* Trans. zool. S. Lond. 28: 349-453.

HINES, M. and E. P. BOYNTON. 1940. *The maturation of " excitability " in the precentral gyrus of the young Monkey (Macaca mulatta)* Contr. embryol. 28: 313-451.

HUBERT, J., J. P. DUFAURE, J. P. COLLIN. 1966. *Matériaux pour une table de développement de Vipera aspis. I. La période d'organogenèse.* Bull. Soc. zool. Fr. 91: 779-88.

HUBERT, J. et J. P. DUFAURE. 1968. *Table de développement de la Vipère aspic: Vipera aspis L.* Bull. Soc. zool. Fr. 93: 135-48.

JOHNSON, M. L. 1933. *The time and order of appearance of ossification centers in the albino mouse.* Am. J. Anat. 52: 241-71.

KANAN, C. V. 1959. *A study of the development of the auditory capsule of the chondrocranium of Ovis (orientalis Gmelin).* Acta Morph. Neerl. Scand. 2A: 353-64.

KAUFMANN, J. H. 1962. *Ecology and social behavior of the Coati, Nasua narica on Barro Colorado Island, Panama.* Univ. Calif. Publ. Zool. 60: 95-222.

KEIL, R. 1906. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges vom Schwein, mit besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der fetalen Augenspalte.* Anat. H. 32: 1-87.

KINDAHL, M. 1942. *Einige Mitteilungen über die Entwicklung der Hand und des Fusses bei Talpa europaea L.* Z. mikrosk.-anat. Forsch. 52: 267-73.

KÖNIG, C. 1968. *Europäische Vögel.* Zürich.

KRÖLLING, O. 1924. *Die Form- und Organentwicklung des Hausrindes (Bos taurus L.) im ersten Embryonalmonat.* Z. Anat. Entw. gs. 72: 1-54.

— 1942. *Zur Frühentwicklung der Extremitäten beim Pferd.* Z. Anat. Entw. gs. 111: 490-507.

KÜKENTHAL, W. 1889. *Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren.* Denkschr. med-nat. w. Ges. Jena III. 1 und 2. Abt.

KUNDZINS, L. 1935. *Über die Vorderextremität eines 12 mm langen Pferdeembryos nebst einem Bericht über das Coracoid dreier Beuteljungen von Antechinomys laniger.* Morph. Jb. 76: 504-15.

KÜPFER, M. und H. R. SCHINZ. 1923. *Beiträge zur Kenntnis der Skelettbildung bei domestizierten Säugetieren auf Grund röntgenologischer Untersuchungen.* Denkschr. schweiz. Nat. Ges. 59: 1-133.

KÜPFER, M. 1931. *Beiträge zum Modus der Ossificationsvorgänge in der Anlage des Extremitätenskeletts bei den Equiden.* Denkschr. schweiz. Ges. 67: 1-352.

LESBRE, F. X. 1897. *Contribution à l'étude de l'ossification du squelette des mammifères domestiques.* Ann. Soc. agric. Lyon 5: 1-106.

LIMBERGER, R. 1925. *Beitrag zur Darstellung des Knorpelschädels vom Pferd.* Morph. Jb. 55: 240-69.

LINDEMANN, W. 1955. *Über die Jugendentwicklung beim Luchs (Lynx L. Lynx Kerr) und bei der Wildkatze (Felis S. Silvestris Schreb).* Behaviour 8: 1-45.

MANGOLD-WIRZ, K. 1966. *Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien.* Acta anat. 63: 449-508.

MARTIN, R. 1963. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker und Nestflüchterontogenese (Cavia cobaya Schreb und Rattus norvegicus Erxleben).* Rev. suisse Zool. 69: 617-727.

MC CLAIN, J. 1939. *The development of the auditory ossicles of the Opossum (Didelphis virginiana).* J. Morph. 64: 211-66.

MC CRADY, E. 1938. *The Embryology of the Opossum.* Am. Anat. Mem. Nr. 16: 1-126.

MICHL, E. 1920. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von Bos taurus L.* Anat. Anz. 53: 193-215.

MINOT, C. S. und E. TAYLOR. 1905. *Normentafeln zur Entwicklung der Wirbeltiere. Kaninchen.* Fischer, Jena 5: 1-98.

MOHR, E. 1932. *Haltung und Aufzucht des Abendseglers (Nyctalus noctula Schreb.).* D. Zool. G. (NF) 5: 106-20.

— 1954. *Die freilebenden Nagetiere Deutschlands.* Jena.

MORRIS, B. 1961. *Some observations on the breeding season of Hedgehog and the handling and rearing of the young.* Proc. zool. Soc. Lond. 136: 201-206.

MUGGIA, G. 1931. *Der Knorpelschädel eines Pferdeembryos.* Z. Anat. Entw. gesch. 95: 297-325.

MÜLLER, F. 1969*a*. *Zur frühen Evolution der Säuger-Ontogenesetypen Versuch einer Rekonstruktion aufgrund der Ontogenese-Verhältnisse bei den Marsupialia.* Acta anat. 74: 297-404.

— 1969*b*. *Verhältnis von Körperentwicklung und Cerebralisation in Ontogenese und Phylogenese der Säuger. Versuch einer Übersicht des Problems.* Vern. Natf. Ges. Basel 80: 1-31.

— 1971. *Comparative Embryological Investigation Based on a Balaenoptera physalus of 90 mm in length.* Invest. on Cetacea (i. Druck).

MÜNTER, H. 1914. *Beschreibung der äusseren Körperform von Embryonen der Species Centetes ecaudatus nebst einem Beitrag der Igelstachelentwicklung.* Reise i. Ostafr. VOELTZKOW 4: 417-35.

NACHTSHEIM, H. 1935. *Das Leporidenproblem* Z. Zücht. B. 33: 293-430.

NAPIER, J. R. and P. H. NAPIER. 1967. A *Handbook of Living Primates. Morphology, Ecology and Behaviour of nonhuman Primates.* Academic Press. London, New York.

NAUCK, E. T. 1928. *Die Bildung der primären Mundhöhlenseitenwand.* Morph. Jb. 59: 1-40.

NESSLINGER, C. L. 1956. *Ossification centers and skeletal development in the postnatal Virginia Opossum.* J. Mamm. 37: 382-94.

NEUKOMM, A. 1934. *Développement fœtal du neurocrane chez le porc (Sus scrofa domesticus L.).* Arch. Anat. Hist. Embr. Strasb. 17: 49-72.

ORR, R. T. 1942. *Observations on the growth of young brush rabbits.* J. Mamm. 23: 298-302.

OTIS, E. M. and R. BRENT. 1954. *Equivalent ages in mouse and human embryos.* Anat. Rec. 120: 33-64.

PARKER, W. K. 1885. *On the structure and development of the skull in the Mammalia. Part III. Insectivora.* Phil. Trans. 176: 121-275.

PATTEN, B. M. 1948. *Embryology of the pig.* Philadelphia.

PETERSEN, G. 1922. *Untersuchungen über das Fusskelett des Rindes.* Morph. Jb. 51: 291-337.

PETRI, C. 1935. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Skelettentwicklung der Säuger.* V. j. schr. schweiz. naturf. Ges. 80: 157-240.

PETTER, G. 1962. *Les rapports de la mandibule et de la chaîne des osselets chez le nouveau-né de Poecilictis libyca (carnivores, mustelidés).* Mammalia 26: 506-11.

PETTER-ROUSSEAUX, A. 1962. *Recherches sur la biologie de la reproduction des primates inférieurs.* Thèse. Paris.

POHLMANN, E. H. 1910. *Die embryonale Metamorphose der Physiognomie und der Mundhöhle des Katzenkopfes.* Morph. Jb. 41: 615-80.

POLITZER, G. 1934. *Über die Entwicklung des Dammes bei den Säugetieren.* Z. Anat. Entw. gesch. 102: 609-709.

PORTMANN, A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheor. 1A: 59-90.

— 1959. *Die Entwicklungsperiode vom 11. bis 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln.* Natforsch. Ges. Zch. 104.

— 1965. *Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren.* Rev. suisse Zool. 72: 658-66.

PÜTTER, E. 1901. *Das Auge der Wassersäugetiere.* Inaug. Diss., Breslau.

RAHM, U. 1969. *Zur Fortpflanzungsbiologie von Tachyoryctes ruandae (Rodentia, Rhizomyidae).* Rev. suisse Zool. 76: 695-702.

RIDEWOOD, W. G. 1923. *Observations on the skull in fœtal specimens of Whales of the genera Megaptera and Balaenoptera.* Phil. Trans. R. Sci. Lond. B. 211: 209-72.

RUCH, W. 1967. *Die Implantationszeit und deren Beeinflussung durch die Laktation bei Acomys cahirinus dimidiatus.* Rev. suisse Zool. 74: 566-69.

— 1969. *Die Reifung des hypothalamo-neurohypophysären Systems bei Nesthockern und Nestflüchtern.* Rev. suisse Zool. 76: 520-63.

SAARNI, I. 1921. *Die intrauterine Entwicklung der Extremitätenknochen des Pferdes.* Diss., Giessen.

SAKURAI, T. 1906. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Rehes (Cervus capreolus).* Jena.

SCHAEFFER, H. 1932. *Ossifikationsvorgänge im Gliedmassenskelett der Hauskatze.* Gegenb. Morph. Jb. 70: 548-600.

— 1934. *Die Ossifikation im Gliedmassenskelett des Hundes.* Gegenb. Morph. Jb. 74: 472-514.

SCHINZ, H. R. 1937. *Ossifikationsstudien beim neugeborenen Schwein und beim neugeborenen Tapir.* Viert. j. schr. naturf. Ges. Zürich 82: 21-44.

— 1965. *Drei weitere Beispiele für Nestflüchter und Nesthocker.* Fortschr. Röntg. str. Nukl. med. 102: 212-13.

SCHLIEMANN, H. 1966. *Cranium von Canis lupus.* Morph. Jb. 109: 502-600.

SCHNEEBELI, S. 1958. *Zur Anatomie des Hundes im Welpenalter. 2. Beitrag. Form und Grössenverhältnisse innerer Organe.* Diss., Zürich.

SCHORR, G. 1908. *Zur Entwicklungsgeschichte des sekundären Gaumens bei einigen Säugetieren und beim Menschen.* Anat. H. 36: 69-106.

SCHULTZ, A. H. 1937. *Fetal growth and development of the Rhesus Monkey.* Contr. Embryol. 155: 71-98.

— 1940. *Growth and development of the Chimpanzee.* Contr. Embryol. 518,28: 1-63.

— 1941. *Growth and development of the Orang-Utan.* Contr. Embryol. 29: 57-110.

SCHUMACHER, G.-H. 1963. *Zur Morphogenese des Osteocraniums der Lariden (Untersuchungen an Larus ridibundus L. nach Aufhellungspräparaten).* Wiss. Z. Univ. Rostock Math.-nat. R. 12: 757-97.

— 1965. *Zur Osteogenese des Knochensystems und zum Wachstum des Schädels und Extremitätenskeletts beim Hühnchen (Gallus domesticus).* Anat. Anz. Erg. h. 115: 401-20.

— 1967. *Zur vergleichenden Osteogenese von Gallus domesticus L, Larus ridibundus L. und Larus canus L. 1. Zeitliches Erscheinen der Ossifikationen bei Gallus domesticus L.* :359-73. 2. *Zeitliches Erscheinen der Ossifikationen bei Larus ridibundus L. und Larus canus*: 620-35. Morph. Jb. 110.

SCOTT, J. H. 1951. *The development of joints concerned with early jaw movements in the sheep.* J. Anat. Lond. 85: 36-43.

SCOTT, J. P. 1937. *The embryology of the Guinea-Pig.* Am J. Anat. 60: 397-432.

SEIDEL, F. 1960. *Die Entwicklungsfähigkeiten isolierter Furchungszellen aus dem Ei des Kaninchens.* W. Roux'Arch. Entwickl. -Mech. 152: 43-130.

SHADLE, A. 1930. *An unusual case of parturition in a Beaver.* J. Mamm. 11: 483-85.

SNOW, D. W. 1958. *The breeding of the blackbird Turdus merula, at Oxford.* Bird Study 100: 1-30

SÖRENSEN, E. 1934. *Die Entwicklung des Sinus maxillaris des Pferdes (Equus caballus).* Z. Anat. 102.

SPATZ, W. B. 1964. *Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese des Cranium von Tupaia glis DIARD 1820.* Morph. Jb. 106: 321-416.

— 1967. *Die Ontogenese der Cartilago Meckeli und der Symphysis mandibularis bei Tupaia glis (DIARD 1820). Die distale Verknöcherung des Meckelschen Knorpels als funktionelle Anpassung an den Saugakt.* Folia primatol. 6: 180-203.

SPRANKEI, H. 1959. *Fortpflanzung von Tupaia glis DIARD 1820 (Tupaiidae, Prosimiae) in Gefangenschaft.* D. Natur. 46: 338.

— 1961. *Über Verhaltensweisen und Zucht von Tupaia glis DIARD 1820 in Gefangenschaft.* Z. wiss. Zool. 165: 186-220.

STADELMANN, F. 1916. *Die sogenannten Gaumenfortsätze und die Umlagerung des Gaumens. Kritische Studien an Embryonen des Schafes (Ovis aries) und des Schweines (Sus domestica) und an einem Hunde-Embryo mit Lippenkiefergaumenspalte.* Morph. Jb. 50: 115-65.

STARK, D. 1956. *Über den Reifegrad neugeborener Ursiden im Vergleich mit andern Carnivoren.* Säugetierk Mitt. 4: 21-27.

STEIN, G. H. W. 1950. *Zur Biologie des Maulwurfs Talpa europaea L.* Bonn. zool. Beitr. 1: 97-115.

STÖCKLI, A. 1922. *Beobachtungen über die Entwicklungsvorgänge am Rumpfskelett des Schweines. Zugleich ein Beitrag zur Wertung und Technik von Aufhellungspräparaten mit Stückfärbung.* Morph. Jb. 52: 153-95.

STORM, G. L. 1966. *Notes on newborn and full-term wild red foxes.* J. Mamm. 47: 116-18.

STURM, H. 1936. *Die Entwicklung des praecerebralen Nasenskelettes beim Schwein (Sus scrofa domestica) und beim Rind (Bos taurus).* Z. wiss. Zool. 149: 161-220.

SURBER, H. 1922. *Über das Auftreten und die weitere Ausgestaltung der Verknöcherungspunkte im embryonalen Gliedmassenskelett des Schweines.* Inaug. Diss., Zürich.

SUSCHKINA-POPOWA, N. 1915. *Die Ontogenese des Extremitätenskelets von Sus und Bos (nebst einigen paläontologischen Betrachtungen).* Bull. Soc. Nat. Moscou 28: 209-78.

TERRY, R. J. 1917. *The primordial cranium of the cat.* J. Morph. 29: 281-433.

TOLDT, K. 1913. *Über die äussere Körpergestalt eines Fetus von Elephas maximus L.* Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. K1. 90: 259-300.

— 1914. *Über den Wert der äusserlichen Untersuchung fortgeschrittener Entwicklungsstadien von Säugetieren.* Verh. zool. bot. Ges. Wien 64: 1-35, 176-209.

— 1915. *Ausserliche Untersuchung eines neugeborenen Hippopotamus amphibius L. mit besonderer Berücksichtigung des Integuments und Bemerkungen über die fetalen Formen der Zehenspitzenbekleidung bei Säugetieren.* Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. K1. 92: 643-707.

TRINCHESE, S. 1870. *Descrizione di un feto di Orang-Utan.* Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 1: 9-46.

TYRVAINEN, H. 1969. *The breeding biology of the Red-wing (Turdus iliacus L.).* Ann. zool. Fenn. 6: 1-46.

URSING, R. 1932. *Über Entwicklung und Bau des Hand-und Fuss-Skeletts bei Bradypus tridactylus.* Acta Univ. Lund 28: 1-108.

VOELTZKOW, A. 1902. *Biologie und Entwicklung der äusseren Körperform von Crocodylus madagascariensis.* Abh. Sencken b. natf. Ges. 26: 163-178.

WACHNITZ, L. 1937. *Vorübergehender epithelialer Nasenverschluss bei Säugerembryonen.* Acta biol. Latv. 9: 25-68.

WAGENEN, G. van and C. W. ASLING. 1964. *Ossification in the fetal Monkey (Macaca mulatta). Estimation of age and progress of gestation by roentgenography.* Am. J. Anat. 114: 107-32.

WATERMAN, A. J. 1943. *Studies of normal development of the New Zealand white strain of Rabbit. 1 Oogenesis, 2 external morphology of the embryo.* Am. J. Anat. Phil.: 473-515.

WESSEL, M. 1967. *Untersuchungen zum Genitalzyklus der Hausmaus Mus musculus Linné 1758 und Entwurf einer Normentafel der Embryonalentwicklung.* Zool. Jb. Anat. 84: 375-424.

WINDLE, W. F. and A. M. GRIFFIN. 1931. *Observations on embryonic and fetal movements of the Cat.* J. comp. Neurol. 52: 149-88.

WIRZ, K. 1950. *Zur quantitativen Bestimmung der Randordnung bei Säugetieren.* Diss. Acta anat. 9: 134-96.

WITSCHI, E. 1962. *Growth including reproduction and morphological development. VII. Prenatal vertebrate development.* Fed. Am. Soc. exp. Biol. Wash.

YNTEMA, C. L. 1968. *A series of stages in the embryo ic development of Chelydra serpentina.* J. Morph. 125: 219-52.

ZUCKERMAN, S. 1952. *The breeding seasons of mammals in captivity.* Proc. zool. Soc. Lond. 122: 827-950.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 79, fasc. 2, nº 19: 613-647. — Septembre 1972

Die Histogenese der Segment- und Kiemenregeneration von Branchiura sowerbyi Beddard

von

Annemarie SCHAFFNER-MÜHLETHALER

Mit 15 Textabbildungen und 1 Tafel

A. EINLEITUNG

Branchiura sowerbyi Beddard ist ein zur Familie der Tubificidae gehörender Oligochät, der im Kiesgrund von stehenden Gewässern lebt. Der Wurm wurde erstmals von BEDDARD (1892) beschrieben. Da sich sein Auftreten zunächst auf Warmwasserbecken botanischer Gärten beschränkte, muss angenommen werden, dass er mit Wasserpflanzen aus Asien in Europa eingeschleppt wurde. 1963 wurde *Branchiura* erstmals im unteren Becken des Zürichsees gefunden und von KUBLI (1964) bearbeitet.

MICHAELSEN (1908) und KEYL (1913) verdanken wir detaillierte anatomische Darstellungen, während PANKOW (1969) und LEUTERT (1970) sich in neuerer Zeit mit der Embryologie auseinandergesetzt haben.

Branchiura unterscheidet sich von allen anderen Tubificidae durch den Besitz von filiformen Pseudokiemen, von denen je eine auf der ventralen und dorsalen Seite der hinteren Körpersegmente entspringt. Der kiementragende Teil des Körpers des im Sand eingegrabenen Wurmes ragt über das Substrat hinaus und wird rhythmisch hin und her bewegt.

Bei adulten Würmern variiert die Zahl der Körpersegmente und Kiemenpaare stark. Bei frisch gefangenen Tieren sind durchschnittlich 60—80 Kiemenpaare vorhanden, aber der Anteil der kiementragenden Segmente bezogen auf die Gesamtzahl der Körpersegmente kann zwischen 10% und 50% schwanken. Die Ursachen für diese Variabilität sind im einzelnen nicht bekannt. Bei akutem

Sauerstoffmangel entstehen nach LINDENMANN (1966) zusätzliche Kiemen in Segmenten, die vor dem kiementragenden hinteren Körperabschnitt liegen. Die Kiemen können aber auch, von vorn beginnend, rasch wieder resorbiert werden. Nach meinen Beobachtungen führt Futtermangel (S. 615) zur Resorption sämtlicher Kiemen. Diese werden jedoch innerhalb einer Woche neugebildet, wenn den Tieren futterreiches Substrat angeboten wird. Futtermangel dürfte auch der Grund dafür sein, dass im Labor gehaltene Würmer kürzer und dünner werden (SPENCER, 1932).

Wie NAKAMURA (1940) gezeigt hat, entstehen nach Amputation der Kiemensegmente in Segmenten, die vor der Amputationsstelle liegen, sogenannte Sekundärkiemen, die später, wenn die teloblastische Regeneration der amputierten Segmente erfolgt ist, wieder resorbiert werden.

Die Entwicklung dieser Pseudokiemen kann demzufolge von verschiedenen Voraussetzungen ausgehen: 1. Sie entstehen an embryonalen Segmenten und später im Rahmen des teloblastischen Längenwachstums des adulten Wurmes aus jungen, sich am hinteren Körperende differenzierenden Segmenten. 2. Im Falle der auf eine Amputation erfolgenden Regeneration entstehen sie in Form von Sekundärkiemen aus voll differenzierten Segmenten der mittleren Körperregionen. Dies trifft auch zu, wenn aus irgend einem Grund, z.B. Sauerstoffmangel, die Zahl der Kiemenpaare erhöht wird.

In dieser Arbeit wird die Histodynamik dieser von unterschiedlichen Situationen ausgehenden Kiemenentwicklung vergleichend untersucht. Gleichzeitig wird auch der Vorgang der Kiemenresorption sowie die teloblastische Regeneration kiementragender Körpersegmente beschrieben.

Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. P. Tardent, danke ich für die Unterstützung und Leitung der Arbeit.

B. MATERIAL UND METHODE

Die für die Untersuchungen verwendeten *Branchiura sowerbyi* Beddard wurden an verschiedenen Uferstellen des unteren Zürichseebeckens in einer Wassertiefe von 50—120 cm gesammelt (PANKOW, 1969; LEUTERT, 1970). Der Sand, in dem die Würmer leben, ist grobkörnig und mit feinem Schlamm durchsetzt und überschichtet. Die mit einer Schaufel entnommenen Sandproben wurden in flachen Becken geschüttelt; dabei verlassen die Würmer das Substrat und können mit Hilfe einer Pipette unverletzt isoliert werden.

Im Labor wurden die Tiere einzeln in Plastikbechern (150 ml) gehalten, deren Boden 2—3 cm hoch mit dem Sand von der Fundstelle bedeckt war. Das ebenfalls vom Fundort stammende Wasser wurde wöchentlich, der Sand einmal pro Monat

gewechselt. Mit diesem periodischen Angebot an frischem, ungereinigtem Sand konnte der normale Nahrungsbedarf der Tiere gedeckt werden, sodass sich eine Fütterung erübrigte. Die Tiere wurden bei 18° C im Halbdunkel gehalten.

Die Amputationen an narkotisierten Tieren (0,1—0,2% Chloreton) wurden in Wachsschalen unter dem Binokular durchgeführt. Als Instrument diente ein in einen ausgezogenen Glasstab eingeschmolzenes Rasierklingenfragment. Nach Amputation wurden die Tiere wieder in die Becher zurückversetzt und mindestens 1 mal täglich in narkotisiertem Zustand kontrolliert. Dabei wurden jeweils Zahl und Ausbildungsgrad der Sekundärkiemen und die Zahl der regenerierten, kiementragenden Segmente protokolliert.

Die für die histologischen Untersuchungen bestimmten Würmer mussten 16—24 Stunden vor Fixation in Schalen übergeführt werden, die keinen Sand enthielten. Diese Massnahme erwies sich als notwendig, weil die im nicht entleerten Darm enthaltenen Sandkörner die Herstellung sauberer histologischer Schnitte verunmöglichen.

Die amputierten Stücke wurden in Bouin oder Glutaraldehyd fixiert, in Paraplast eingebettet, 4—6 μ dick geschnitten und mit Hämalaun-Eosin nach P. Mayer gefärbt (Romeis, 1948).

C. ANORDNUNG UND BAU DER NORMALEN PSEUDOKIEMEN

Ein frisch geschlüpfter Wurm gliedert sich in 70—75 Segmente, von denen etwa die hintersten 20, d.h. 25—33% aller Segmente, je ein Kiemenpaar tragen (Abb. 1). Im Rahmen des teloblastischen Längenwachstums erscheinen neue Kiemen an den jungen, noch nicht ganz ausdifferenzierten Segmenten, die sich direkt vor der am hinteren Körperende liegenden Wachstumszone befinden. Die totale Kiemenzahl nimmt jedoch nicht im gleichen Mass zu wie die Segmentzahl, da die Kiemen der vordersten Kiemensegmente laufend resorbiert werden. Die Kiemen, die im ausgestreckten Zustand 1—2 mal so lang sind wie der Durchmesser ihres Segments, entspringen in der hinteren Segmenthälfte und stehen in einem Winkel von 60° nach hinten geneigt ab (Abb. 2 und 3).

Die voll entwickelte Kieme ist eine filiforme, mit lockerem Mesenchym angefüllte Epidermisausstülpung, die von feinen Kapillaren durchzogen ist. Ihre Längsmuskulatur, die als äusserst dünne Schicht unter der Kiemenepidermis angeordnet ist, setzt sich aus Fasern zusammen, die sich von der Ringmuskulatur des Hautmuskelschlauches ableiten lassen (Keyl, 1913). Eine Kiemen-Ringmuskulatur fehlt.

Der aus Epidermis, Ring- und Längsmuskulatur aufgebaute Hautmuskelschlauch der Körpersegmente ist im vorderen Körperabschnitt des adulten

Wurmes 2—3 mal dicker als hinten. Die Längsgefässe verlaufen vom 12. Segment an beide ventral, das grössere Dorsalgefäss liegt auf der linken Körperseite, das Ventralgefäss rechts über dem Bauchmark (Abb. 2). Beide sind segmental durch 2 Ringgefässe miteinander verbunden.

An der Basis der Kieme lässt die Längsmuskulatur des Segments eine Lücke frei, durch die Blutgefässe in die Kieme eintreten (Michaelsen, 1908) und durch die auch Mesenchymzellen ein- und auswandern können.

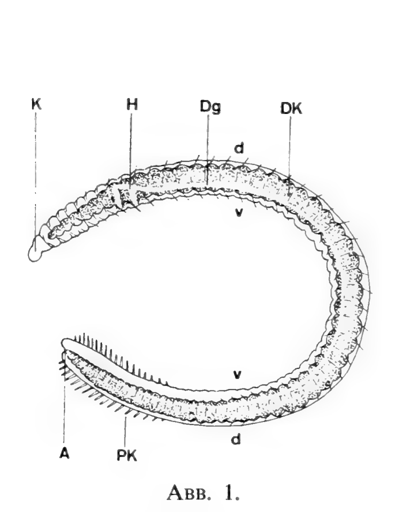


Abb. 1.

Branchiura sowerbyi:
Frisch geschlüpfter Wurm mit 65 Segmenten, davon 18 mit Pseudokiemen. Vergr.: 20 × (A: Anus, Dg: Dorsalgefäss, DK: Darmkanal, H: zwei stark erweiterte Ringgefässe (Herzen), K: Kopf, PK: Primärkiemen, d: dorsal, v: ventral) Umgezeichnet nach Pankow, 1968.

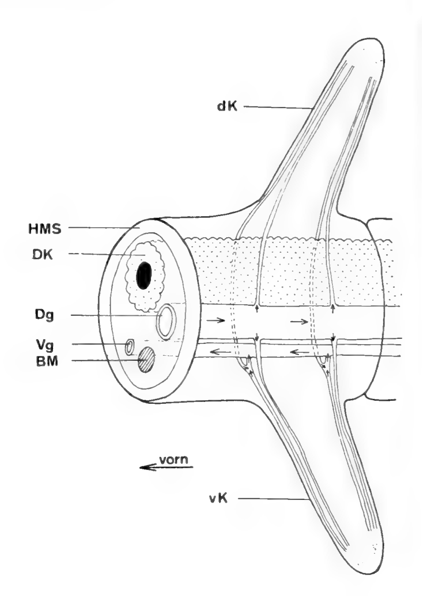


Abb. 2.

Schematische Darstellung des Blutkreislaufs in einem Kiemensegment von *Branchiura sowerbyi.* Vergr.: 300 ×. Die Pfeile geben die mutmassliche Flussrichtung an. (BM: Bauchmark, Dg: Dorsalgefäss, DK: Darmkanal, dK: dorsale Kieme, HMS: Hautmuskelschlauch, vK: ventrale Kieme.)

Nach Beddard (1892) wird die Kieme nur vom hinteren Ringgefäss des Segments versorgt, das in der Kieme eine Schlaufe bilden soll. Nach meinen Beobachtungen übernehmen die Kiemenkapillaren das Blut von beiden Ringgefässen (Abb. 2). Der Verlauf der Kapillargefässe in der Kiemenspitze liess sich der Feinheit der Kapillaren wegen mit histologischen Methoden nicht genau rekonstruieren. Vermutlich steht je ein Zweig des Dorsalgefässes mit einer Verästelung des Ventralgefässes in Verbindung. Sicher ist, dass die parallel zur Längsachse der Kieme verlaufenden Hauptgefässe über ein reich verzweigtes Kapillarnetz miteinander in Verbindung stehen.

D. ONTOGENESE DER KIEMEN

Unter natürlichen Bedingungen erstreckt sich die Fortpflanzungsperiode von *Branchiura sowerbyi* von Mai bis Oktober. PANKOW (1969) hat Legetätigkeit und

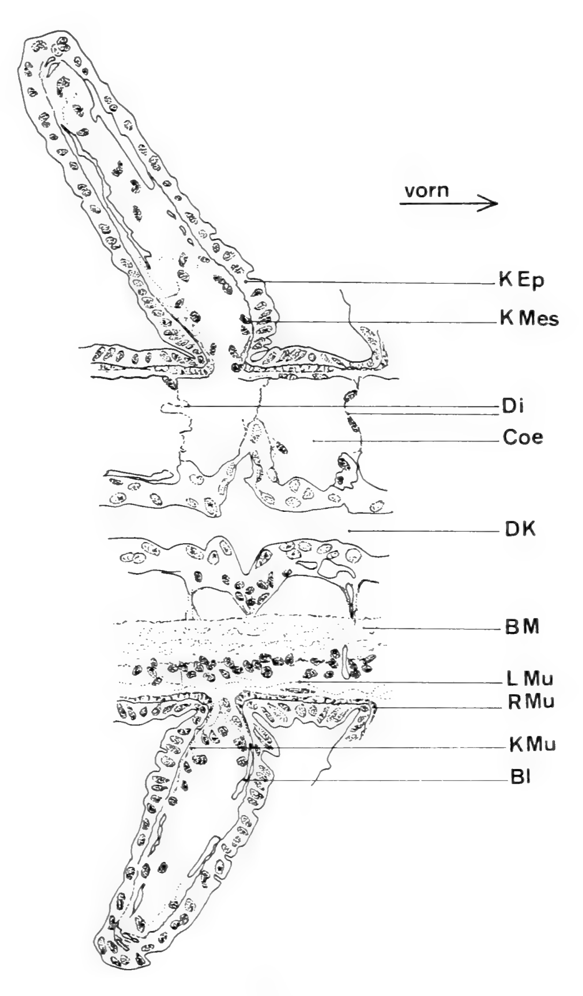


ABB. 3.

Histologischer Längsschnitt durch ein Kiemensegment eines adulten Wurmes. Vergr.: 350 ×. (Bl: Blutgefäss, BM: Bauchmark, Coe: Coelom, Di: Dissepiment, DK: Darmkanal, KEp: Kiemenepidermis, KMes: Kiemenmesenchym, KMu: Kiemenmuskulatur, LMu: Längsmuskulatur, RMu: Ringmuskulatur.)

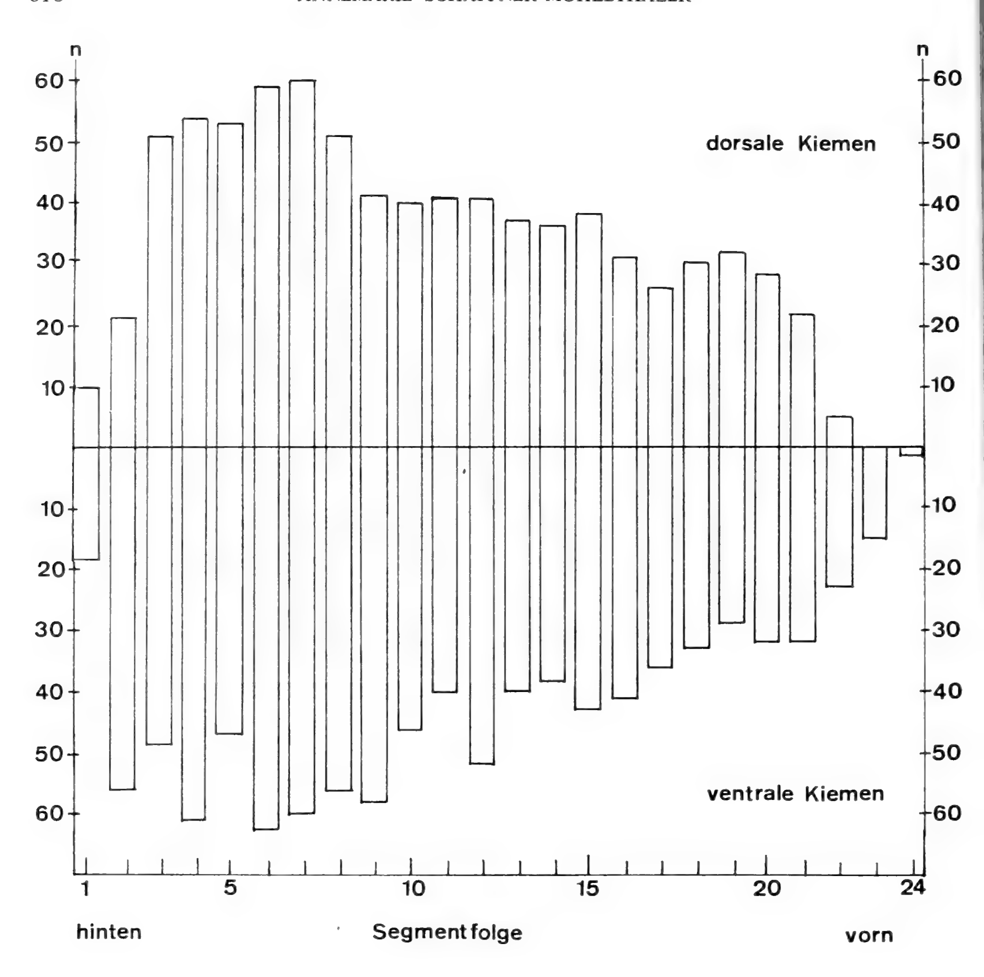


Abb. 4.

Grösse der ventralen und dorsalen Kiemen eines frisch geschlüpften Wurmes ermittelt an der Zahl (n) der im Innern der Kiemen vorhandenen Mesenchymzellen. (Auswertung von Serienschnitten.)

Embryonalentwicklung eingehend beschrieben. Meine Beobachtungen beschränken sich auf 8 im Mai und Juni 1967 geschlüpfte Jungtiere, deren Körperlänge knapp 1 cm erreichte. Die Segmentzahl dieser Tiere schwankte zwischen 70 und 79, wobei die hintersten 19—25 Segmente beim Schlüpfen schon kleine Kiemen trugen, deren Länge den Durchmesser des Segments nicht übertraf.

Abbildung 4 gibt die Zahl und die Grösse der Kiemen eines frisch geschlüpften Wurmes wider. Die Dimensionen der einzelnen Kiemen wurden in Serienschnitten aufgrund der Zahl der vorhandenen Mesenchymzellen ermittelt, da sich Längenmessungen, der starken Kontraktilität wegen, als undurchführbar erwiesen.

Das teloblastische, postembryonale Wachstum, d.h. die Neubildung von Segmenten, erfolgt unter Laboratoriumsbedingungen langsam, wobei die Zuwachsrate von Individuum zu Individuum variiert. Bei frisch geschlüpften Tieren

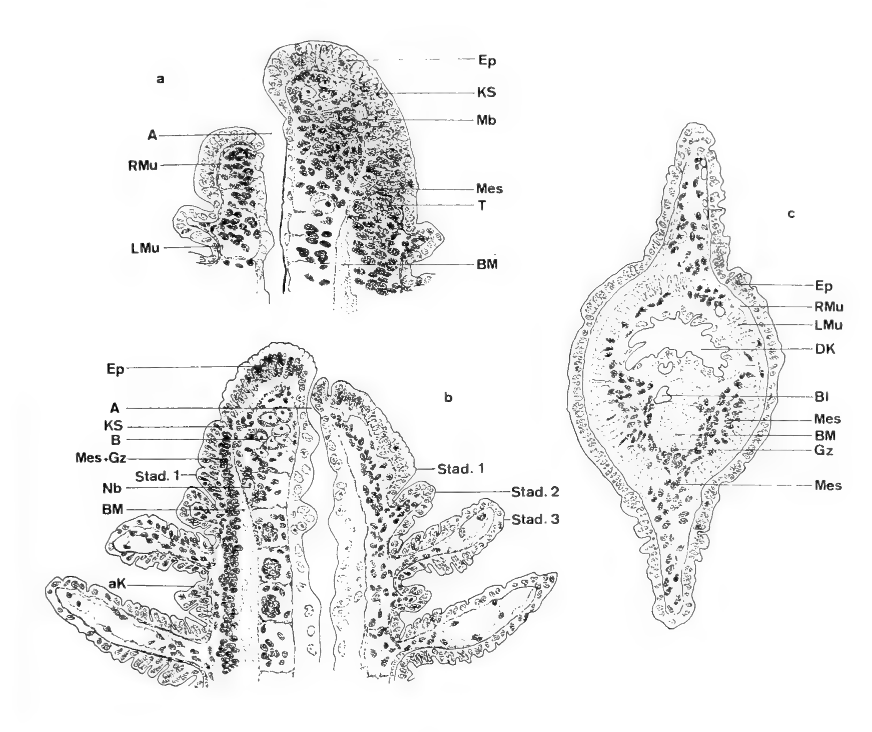


Abb. 5.

a. Sagittalschnitt durch die Wachstumszone (Hinterende) eines frisch geschlüpften Wurmes. Vergr.: 640 ×.

b. Sagittalschnitt durch die Wachstumszone (Hinterende) eines adulten Wurmes. Vergr.: 450 ×.

c. Querschnitt durch ein kiementragendes Segment eines frisch geschlüpften Wurmes. Das Coelom ist noch nicht ausgebildet. Vergr.: 540 ×. (A: Anus, aK: angeschnittene Kieme, Bl: Blutgefäss, B: Blastem, BM: Bauchmark, DK: Darmkanal, Ep: Epidermis, Gz: Ganglienzellen, KS: Kontaktstelle zwischen Epidermis und Bauchmark, LMu: Längsmuskulatur, Mb: Mesoblasten, Mes: Mesenchymzellen, Nb: Neoblast, RMu: Ringmuskulatur, T: Teilungsbilder.)

schwankt die Zahl der monatlich neugebildeten Körpersegmente zwischen 3 und 10.

Für die histologische Bearbeitung der Kiemen-Ontogenese wurden frisch geschlüpfte Jungtiere fixiert. Ihr Hautmuskelschlauch ist in diesem Stadium noch dünn; die beiden zunächst noch gleich dicken Muskelschichten sind aber bereits deutlich gegeneinander abgegrenzt (Abb. 5*a*). Im Laufe der nun folgenden Entwicklung nimmt vor allem die Längsmuskelschicht an Umfang zu (Abb. 5*c*), und

dies hauptsächlich in den vorderen Körpersegmenten, wo sie beim adulten Wurm 2—3 mal dicker ist als in den hinteren Segmenten.

Längs- und Ringmuskulatur reichen beim frisch geschlüpften Wurm bis auf die Höhe des sich dorsal öffnenden Anus. Die teloblastische Bildungszone liegt im ventralen Teil der hintersten Körperspitze. Dieser Bereich ist beim Jungtier angefüllt mit Mesoblasten (Abb. 5*a*, Tafel I*a*). Es sind dies basophile Zellen mit einem ovalen Kern und wenig Cytoplasma. Dieser Zellverband ist von einer zT. mehrschichtigen Epidermiskappe überzogen, die sich von den Mesoblasten nicht immer klar abgrenzen lässt; dies ganz besonders im ventro-medianen Bereich, wo das Bauchmark auf Kosten einwandernder Epidermiszellen entsteht (HAASE, 1898; KORSCHELT, 1927). Diese Region wird in dieser Arbeit als „Kontaktstelle" bezeichnet (Abb. 5*a* und *b*, KS).

Das junge Segment hat, wenn die Kiemenentwicklung einsetzt, weitgehend den Differenzierungszustand eines fertigen Segments erreicht. Es ist allerdings noch kürzer (vergl. die hintersten 4 Segmente auf Tafel I*a*), und seine Mesenchymzellen sind noch auf kleinem Raum um den Darmkanal herum zusammengedrängt. Die Dissepimente sind dorsal auch schon im jüngsten Segment deutlich erkennbar, während ventral die Zellmassen des Mesenchyms der beiden hintersten Segmentanlagen ohne sichtbare Grenzen ineinander übergehen (Tafel I*a*). Vom drittletzten Segment an nach vorn erscheinen die Dissepimente auch auf der Ventralseite des Darmrohres.

Die Ontogenese der Kiemen lässt sich in die folgenden 3 Stadien unterteilen (Abb. 5*b*, Tafel I*a*):

Stadium 1

Im ventralen Bereich der Epidermis, etwas vor der erwähnten Kontaktstelle von Epidermis und Bauchmark, tritt eine höckerartige Erhebung auf, die dadurch zustande kommt, dass sich die Epidermiszellen konzentrisch zusammenschieben (Abb. 5*b*). Dieser epidermale Höcker mit seinen verlängerten Kernen wird von dicht stehenden Mesenchymzellen unterlagert. Schon in diesem Stadium wie auch in den zwei folgenden sind in der Kiemenepidermis Mitosen zu finden.

Stadium 2

Die dorsale und ventrale Kiemenanlage verlängert sich nun senkrecht zur Körperlängsachse. Die Kerne der prospektiven Kiemenepidermis nehmen wieder eine rundliche Form an, während die Epidermiszellen selber sich weiter strecken (Abb. 5*a*, *b*). In den entstehenden Innenraum des Kiemenfilaments wandern Mesenchymzellen ein, die aus dem ventralen Bereich des Segments stammen. Im Innern der Kieme erscheinen die ersten differenzierten Muskelfasern und Blutlakunen.

Stadium 3

Auf der Dorsalseite sind fast alle Mesenchymzellen, die zu Beginn der Kiemenentwicklung noch über dem Darmkanal lagen, in die Kieme eingewandert (Tafel I*a*), sodass sich der dorsale Teil des Segments entleert, wobei das Coelom erstmals sichtbar wird. Der epidermale Teil der Kieme wächst weiter in die Länge. Die im Innern der Kieme zunächst dicht gedrängten Mesenchymzellen werden aufgelockert und lagern sich an die Innenseite der Epidermis an. Bei der ventralen Kiemenanlage erfolgt die Einwanderung der Mesenchymzellen gleich, doch dringen nicht sämtliche im ventralen Bereich vorhandenen Mesenchymzellen in die Kieme ein. Ein Teil bleibt in der Umgebung des Bauchmarks zurück (Abb. 5*c*, Mes).

Das teloblastische Längenwachstum des adulten Wurmes nimmt denselben Verlauf wie hier für den frisch geschlüpften Wurm beschrieben wurde. Dabei werden laufend in den vordersten Kiemensegmenten wieder Kiemen resorbiert. Die diesen Resorptionsvorgang begleitenden histodynamischen Vorgänge sind gleich wie diejenigen, die sich bei der Resorption der Sekundärkiemen abspielen (S. 624).

E. ENTSTEHUNG UND RESORPTION DER SEKUNDÄRKIEMEN

a. Allgemeines

Zur Bildung von sogenannten Sekundärkiemen kommt es, wenn alle oder ein Teil der Kiemensegmente des Wurmes amputiert werden (Nakamura, 1940). Die der Amputationsstelle vorgelagerten Segmente bilden im Sinne einer Übergangslösung innert weniger Stunden Kiemen, die später wieder resorbiert werden, wenn durch den an der Amputationsstelle einsetzenden Regenerationsprozess eine Anzahl neuer Segmente gebildet worden ist (Abb. 6).

Sekundärkiemen entstehen an ursprünglich kiemenlosen Segmenten auch dann, wenn Segmentgruppen aus der vorderen Körperregion isoliert werden (Nakamura, 1940). In kiemenlosen Segmenten kann die Entwicklung von Sekundärkiemen ausserdem experimentell durch Implantation von Ober- oder Unterschlundganglion induziert werden (Lindenmann, 1966).

Wie Nakamura (1940) mit Hilfe seiner Isolationsexperimente zeigt, nimmt die Fähigkeit zur Sekundärkiemenbildung von hinten nach vorn progressiv ab, wobei nicht nur die Zahl der entstehenden Sekundärkiemen abnimmt, sondern sich auch deren Entwicklungsgeschwindigkeit verringert. Nach seinen Beobachtungen sind die vor dem 14. Körpersegment liegenden Segmente überhaupt nicht mehr in der Lage, Sekundärkiemen zu bilden.

Abbildung 7 veranschaulicht die Bildung resp. die Resorption der Sekundärkiemen sowie die regenerative Entstehung neuer Primärkiemen. Schon 16 Stunden nach Amputation treten in den der Schnittstelle vorgelagerten, ursprünglich kiemenlosen Segmenten die ersten Sekundärkiemen auf; in den hintersten

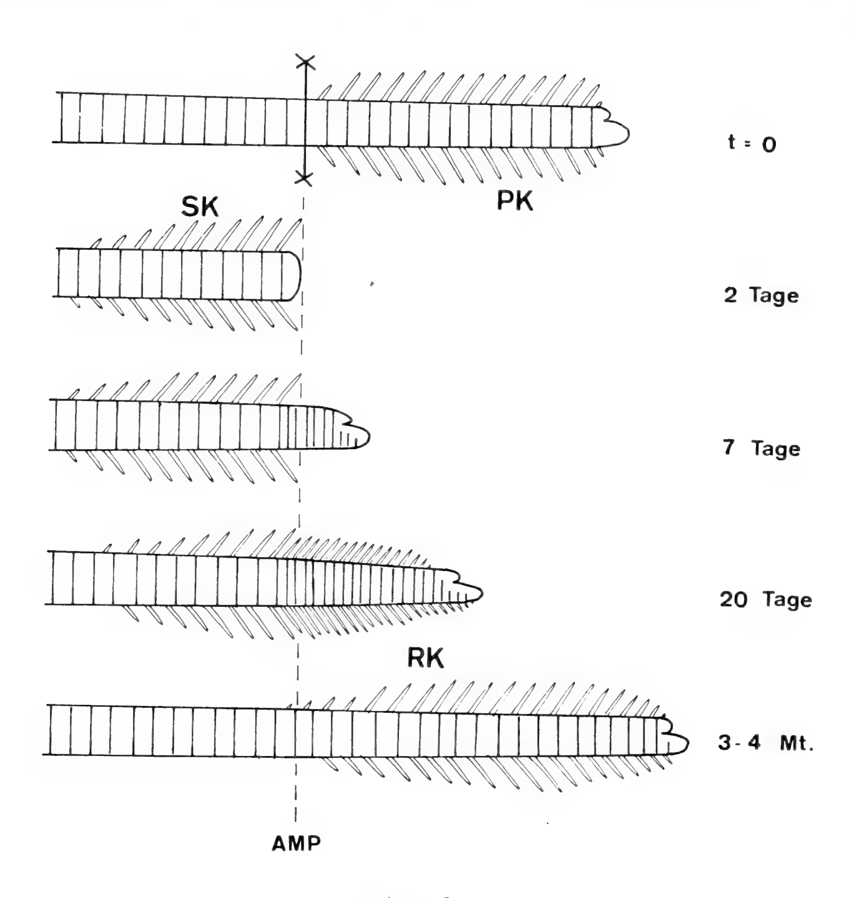


Abb. 6.

Schematische Darstellung des Regenerationsverlaufs nach Amputation der kiementragenden Segmente.
(AMP: Amputationsniveau, SK: Sekundärkiemen, RK: regenerierte Kiemen.)

15—20 Segmenten entwickeln sie sich fast gleichzeitig. Die maximale Zahl (30—50 Sekundärkiemen) wird 5—10 Tage nach Amputation erreicht. Am 10. oder 11. Tag treten dann an den teloblastisch regenerierten Segmenten die ersten Kiemen auf, deren Zahl von diesem Zeitpunkt an rasch ansteigt (Abb. 7). Gleichzeitig setzt, von vorn beginnend, die Resorption der Sekundärkiemen ein. Da diese langsamer verläuft als die regenerative Neubildung von Kiemen, steigt die Gesamtzahl der Kiemen bis etwa zum 30. postoperativen Tag weiterhin an (Abb. 7) und

kann den Ausgangswert überschreiten. Der Normalbestand von 60—80 funktionstüchtigen Kiemenpaaren wird später durch ein regulatorisches Gleichgewicht von Regeneration und Resorption aufrecht erhalten.

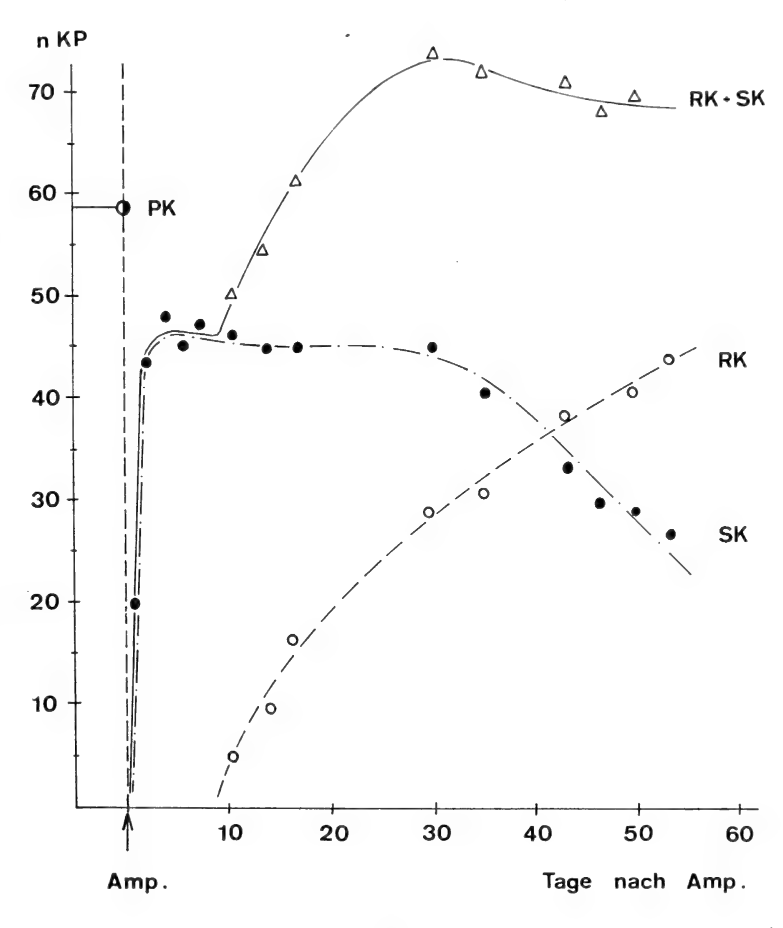


ABB. 7.

Verlauf der Bildung resp. Resorption von Sekundärkiemen und der regenerativen Neubildung von Primärkiemen nach Amputation der letzten 58 kiementragenden Segmente (ausgewählter Einzelfall). (Amp: Zeitpunkt der Amputation, nKP: Zahl der Kiemenpaare, PK: Zahl der Kiemenpaare vor Amputation, RK: regenerierte Kiemenpaare, SK: Sekundärkiemenpaare.)

Der Zeitpunkt des Auftretens von Kiemen in den hintersten Segmenten unterliegt grossen individuellen Schwankungen. Die ersten äusserlich sichtbaren Anzeichen von Sekundärkiemen konnten schon 10 Stunden nach Amputation beobachtet werden; meistens beträgt das Intervall zwischen Amputation und Kiemenbildung 16—24 Stunden. Ein späteres Auftreten der Sekundärkiemen ist oft mit einer abnormen Regeneration verbunden (siehe unten).

b. Histogenese der Sekundärkiemen

Die für die histologische Untersuchung der Sekundärkiemenbildung bestimmten Tiere wurden wie folgt vorbehandelt:

1. In einer ersten Versuchsserie wurden nach Amputation sämtlicher kiementragender Segmente je 2—4 regenerierende Würmer 1, 2, 4, 6, 8, 10, 16, 25, 44 Stunden und 7, 14, 18, 30 Tage nach Amputation für histologische Untersuchungen fixiert. Zu diesem Zweck wurden die hintersten 10—20 Segmente vom vorderen Teil des Wurmes abgetrennt. Das Isolat umfasste also diejenigen Segmente, in denen Sekundärkiemen in Bildung resp. Rückbildung begriffen waren sowie die nach der Amputation teloblastisch regenerierten Segmente.
2. In einer weiteren Versuchsserie, in der die mit der Kiemenbildung verbundene Veränderung der Mitoseraten festgestellt werden sollte, wurden die regenerierenden Würmer jeweils 16 Stunden vor Fixation mit einer 0,001% igen Colcemidlösung behandelt. Als Kontrollen dienten Tiere, die im Zeitpunkt 0, d.h. unmittelbar nach Amputation der Kiemensegmente, fixiert wurden. Je 2—4 Tiere wurden nach Regenerationszeiten von 16, 24, 32, 40, 48, 56, 64, 72, 80, 88, 104, 120, 136 Stunden fixiert, wobei der Fixation stets eine Colcemidbehandlung von 16 Stunden vorausgegangen war.
3. Im weiteren wurden noch Tiere fixiert, die während der ganzen Regenerationsdauer von 72 resp. 96 Stunden einer 0,001% igen Colcemidbehandlung unterzogen worden waren. Die histologische Untersuchung dieser Objekte zeigte, dass die Amputationswunde wohl verschlossen wird und kleine, mit zahlreichen Mesenchymzellen gefüllte Sekundärkiemen entstehen, dass Neoblasten aktiviert werden, sich von den Dissepimenten lösen und sich vereinzelt mitotisch teilen, dass aber die Segmentregeneration auf einem frühen Stadium zum Stillstand kommt.

In allen Serien war die Regeneration häufig verzögert oder abnorm. Besonders die zweite lieferte im Sinne der soeben erwähnten Anomalien bis 50% Fehlentwicklungen, die sicher teilweise auf die Wirkung des Colcemids zurückzuführen sind.

Die Histogenese der Sekundärkiemen nimmt einen etwas anderen Verlauf als die ontogenetische Kiemenentwicklung. Es lassen sich jedoch auch hier 3 Phasen voneinander abgrenzen, die sowohl für die dorsalen, wie auch für die ventralen Kiemen gelten:

Stadium 1

Die ersten mikroskopisch sichtbaren Anzeichen der einsetzenden Sekundärkiemenbildung manifestieren sich im Mesenchym der 15—20 Segmente, die vor der Amputationsstelle liegen: In der hinteren Segmenthälfte unter der Epidermis

häufen sich 2 Stunden nach Amputation Mesenchymzellen an (Abb. 8*a*). Sie gruppieren sich dicht um das hintere segmentale Ringgefäss, das vom Stadium 2 an, zusammen mit dem vorderen Ringgefäss, die entstehenden Kiemen mit Blut versorgen wird. Die Epidermis zeigt, wenn am lebenden Tier mit der Lupe untersucht, noch keine Veränderungen. Auf histologischen Präparaten lässt sich jedoch

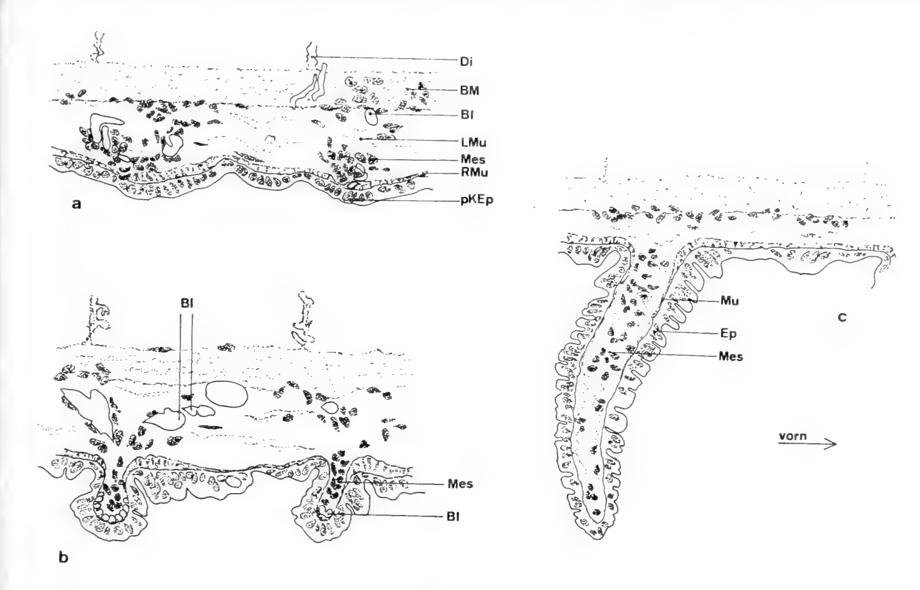


ABB. 8.

Längsschnitt durch 3 aufeinanderfolgende Stadien der Sekundärkiemenbildung.
Vergr.: 430 ×.

a. 2 ventrale Anlagen von Sekundärkiemen (Stadium 1).

b. 2 ventrale Anlagen (Stadium 2).

c. voll ausgebildete Sekundärkieme (Stadium 3).

(Bl: angeschnittene Blutgefässe, BM: Bauchmark, Di: Dissepiment, Ep: Epidermis, LMu: Längsmuskulatur, Mes: Mesenchymzellen, Mu: Kiemenmuskulatur, pKEp: prospektive Kiemenepidermis, RMu: Ringmuskulatur.)

schon eine schwache epidermale Zellverlagerung in Richtung Kiemenanlage feststellen (Abb. 8*a*).

Stadium 2

Im weiteren Umkreis des entstehenden Kiemenhöckers verschieben sich die Epidermiszellen nun gegen das Zentrum der Kiemenanlage (Abb. 8*b*), in der vereinzelte Mitosefiguren auftreten. Der epidermale Anteil der Kiemenanlage setzt sich in diesem Stadium jedoch grösstenteils aus zugewanderten Zellen der Segmentepidermis zusammen. Abbildung 13*b* zeigt, dass die Mitoserate während den auf die Amputation folgenden 6 Stunden stark erhöht ist.

In den entstehenden Epidermishöcker werden Ringmuskelfasern des Hautmuskelschlauches mitgezogen, die später zur Kiemenmuskulatur werden. Zu diesem Zeitpunkt wandern Mesenchymzellen aus dem Segment in die Kiemenan-

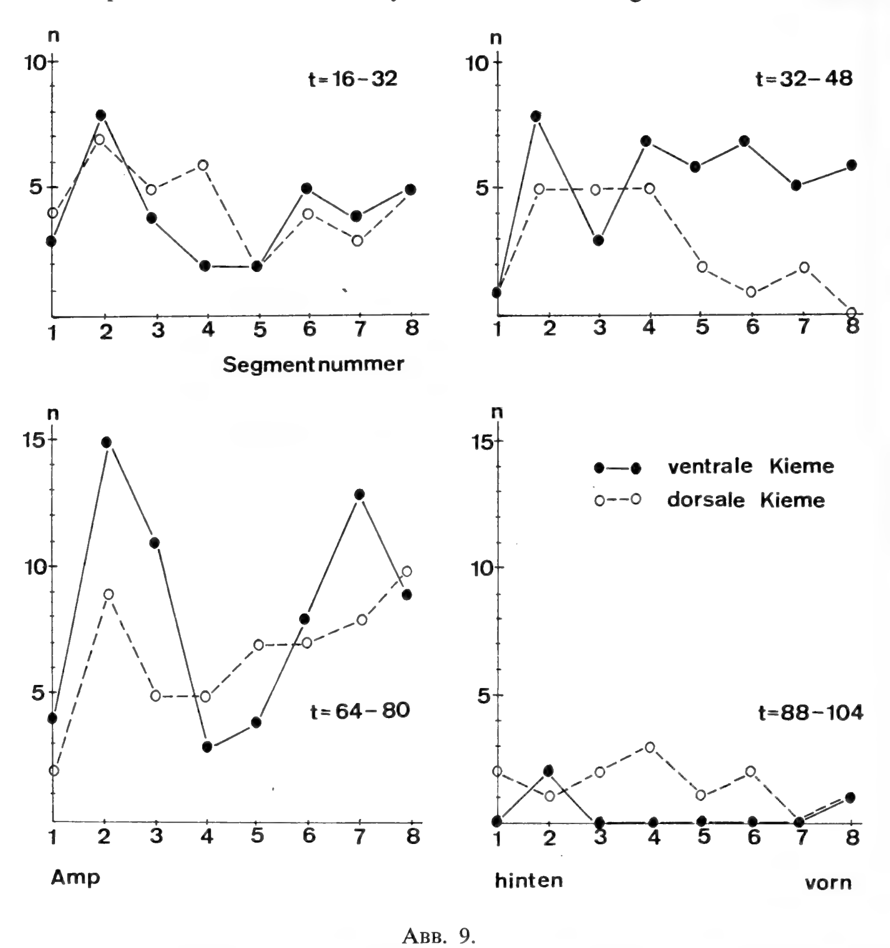


Abb. 9.

Mitoseraten in der Epidermis der hintersten 8 nach Amputation der Primärkiemen (vergl. Abb. 6) entstehenden Sekundärkiemenpaare. Die Tiere wurden während 16 Stunden vor Fixation mit Colcemidlösung (0,001 %) behandelt. (Amp: Amputationsniveau, n: Gesamtzahl der Mitosen pro Kiemenepidermis, ermittelt auf Serienschnitten, t: Zeitpunkt des Einsetzens der Colcemidbehandlung resp. der Fixierung in Stunden.)

lage ein. Die Längsmuskelschicht des Segments beteiligt sich nicht am Aufbau der Kieme. Sie lässt aber an der Kiemenbasis eine Lücke entstehen, durch welche die Mesenchymzellen und die Blutkapillaren in die Kieme eintreten können. Der im Zusammenhang mit der Ontogenese beschriebene Zustand, in dem sich der Kiemenraum mit dichtgedrängten Mesenchymzellen füllt (Tafel I*a*), fällt bei der Sekundärkiemenbildung weg; die Mesenchymzellen sind hier locker verteilt.

Bei Versuchstieren, die von Anbeginn an der Wirkung des Colcemids ausgesetzt waren, verlaufen die bis hier beschriebenen Vorgänge normal, was vermuten lässt, dass sich diese ohne Zellvermehrung abspielen.

Stadium 3

32 bis 96 Stunden nach Amputation treten in den Zellen der Kiemenepidermis in mehreren Schüben vermehrt Mitosefiguren auf (Abb. 9), und nach 96 Stunden beobachtet man auch im Kiemenmesenchym zahlreiche Teilungsbilder. Die Mesenchymzellen weichen in diesem Zeitpunkt auseinander, legen sich an die Kiemenwände an und lassen im Kiemeninneren einen Hohlraum frei. Damit ist der charakteristische Zustand der ausdifferenzierten Kieme erreicht. Diese Verlagerung der Mesenchymzellen beginnt distal (Abb. 8*c*) und hat nach 24 Stunden die Kiemenbasis erreicht. Das epidermale, auf Zellteilung beruhende Wachstum ist nach 120 Stunden (vergl. Abb. 9), das mesenchymale 24 Stunden später abgeschlossen.

Das Längenwachstum der Sekundärkiemen verläuft, beurteilt aufgrund der in der Kiemenepidermis auftretenden Mitosen, nicht kontinuierlich, sondern erfolgt in Schüben (Abb. 9). Obwohl die 4 Kurven von 4 verschiedenen Tieren stammen, zeigen sie doch, dass zu einem gegebenen Zeitpunkt die Mitosetätigkeit in den Kiemen der untersuchten Segmente sehr unterschiedlich sein kann. Ausserdem ergeben sich deutliche Unterschiede beim Vergleich von dorsalen und ventralen Kiemen: Während die Mitoserate nach 32 Stunden dorsal und ventral noch praktisch gleich hoch ist, ist sie nach 48 resp. 80 Stunden ventral höher als dorsal. Das Wachstum der ventralen Kiemen ist deshalb etwas früher abgeschlossen als das der dorsalen Kiemen (Abb. 9).

c. Resorption der Sekundärkiemen

Im Rahmen des normalen Längenwachstums und bei der Regeneration kiementragender Segmente kompensiert die von vorn beginnende Kiemenresorption die teloblastische Entstehung neuer kiementragender Segmente (Abb. 6). Im Falle der Regeneration werden die vordersten Sekundärkiemen schon 1—2 Tage nach ihrer Entstehung wieder resorbiert (Abb. 7, SK). Die Resorption der ventralen Kiemen setzt etwas früher ein als die der dorsalen. Die Resorption durchläuft die für die ontogenetische Entwicklung beschriebenen Stadien in umgekehrter Richtung.

Stadium 1

Zu Beginn der Resorption lösen sich die Mesenchymzellen von der Innenwand des Kiementubulus los und sammeln sich in dessen Zentrum an. Der Prozess beginnt distal und schreitet gegen die Basis der Kieme fort. Die ursprüng-

liche Länge der Kieme wird durch diesen Vorgang noch nicht oder nur unwesentlich verändert (Abb. 10*a*).

Stadium 2

In einer zweiten Phase wird der Kiementubulus durch Zusammenrücken der Epidermiszellen verkürzt. Die Oberflächen der Kiemenepidermis und der benachbarten Segmentepidermis werden — auf Querschnitten oft bis auf die Seiten des Segments — leicht aufgefaltet (Abb. 10*b*).Es konnte nicht festgestellt werden, ob dieser Prozess durch eine Kontraktion der unter der Epidermis liegenden Muskulatur verursacht wird. Die zentrale Aggregation der im Innern des Kiementubulus liegenden Mesenchymzellen macht weitere Fortschritte. Histologisch gleicht jetzt die Kieme einer ontogenetisch entstehenden Kieme im Stadium 2.

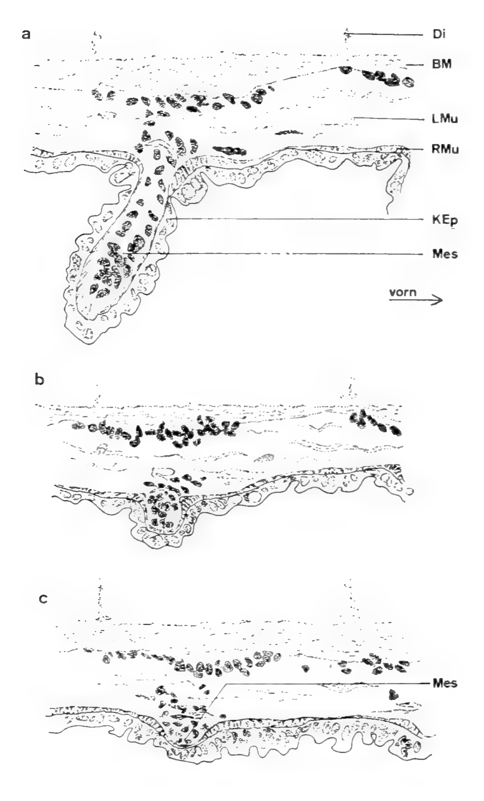


ABB. 10.

Längsschnitt durch 3 aufeinanderfolgende Stadien der Sekundärkiemen-Resorption. Die Stadienreihe stammt vom gleichen Tier; *a* und *b* sind durch 4, *b* und *c* durch 1 Segment getrennt. Vergr.: 380 ×. (BM: Bauchmark, Di: Dissepiment, KEp: Kiemenepidermis, LMu: Längsmuskulatur, Mes: Mesenchymzellen, RMu: Ringmuskulatur.)

Stadium 3

Die nun fast vollständig resorbierte Kieme ist äusserlich nicht mehr sichtbar. Die histologische Untersuchung der Resorptionsstelle zeigt jedoch, dass die Epidermis immer noch aufgeworfen ist und dass ihre Zellen noch dichter stehen als in der normalen Segmentepidermis. Die Mesenchymzellen der Kieme passieren die in der Längsmuskulatur des Hautmuskelschlauches ausgesparte Lücke und wandern ins Segment zurück (Abb. 10*c*). Da auch im mesodermalen Bereich der in Resorption begriffenen Kiemen keine Nekrosen auftreten, ist die Möglichkeit nicht auszuschliessen, dass für eine spätere Sekundärkiemenbildung die ins Segment zurückgewanderten Mesenchymzellen wieder verwendet werden können.

Die Ringmuskelfasern der Kieme werden, soweit histologisch festgestellt werden konnte, im Laufe der Resorption wieder der Segmentmuskulatur ein-

verleibt. Die Ringmuskelschicht des Hautmuskelschlauches ist an der Resorptionsstelle vorübergehend verdickt (Abb. 10*b*, *c*). Die Längsmuskulatur des Segments wird von der Kiemenresorption nicht betroffen. Ihre Fasern schliessen die am Anfang der Kiemenbildung entstandene Lücke wieder. Das Schicksal der Kiemengefässe konnte nicht ermittelt werden. Kleinere und grössere Blutlakunen liegen zwischen den auswandernden Mesenchymzellen, aber Gefässwände und Endothelzellen konnten nicht sichtbar gemacht werden.

F. REGENERATION DER KIEMENSEGMENTE

Die Grundlage für diese Untersuchungen bilden 3 Schnittserien, die schon als Unterlage für die Histologie der Sekundärkiemenbildung gedient haben (S. 624). Da der zeitliche Verlauf des Regenerationsprozesses individuellen Schwankungen unterworfen ist, werden im folgenden nur die beobachteten Minimalzeiten angegeben.

a. Wundverschluss und Organisation des Wundbereiches

Der Wundverschluss spielt sich in den ersten auf die Amputation folgenden 24 Stunden ab und ist durch folgende Vorgänge gekennzeichnet: Die ganze Wundfläche samt dem angeschnittenen Darmrohr wird von der Epidermis zunächst überwachsen. Erst später bricht das Darmrohr wieder durch. Gleichzeitig steigt die Zahl der Neoblasten in den der Wundstelle benachbarten Segmenten auf ein Maximum an (Abb. 13*c*), und die ersten dieser Zellen treten ins Wundsegment über. Diese Prozesse sollen nun im Detail beschrieben werden:

Während den auf die Amputation folgenden *1½ Stunden* zieht sich das Bauchmark von der Schnittstelle ins Innere des Segments zurück. Die Wand des angeschnittenen Darmes biegt sich allseitig trichterförmig nach aussen und nimmt mit der Wundepidermis Kontakt auf. Diese nähert sich ihrerseits dem angeschnittenen Darmepithel, wahrscheinlich aufgrund der Kontraktion der Ringmuskulatur (Abb. 11*a*), die im Wundbereich doppelt so dick ist wie im Hautmuskelschlauch eines normalen Segments. Im Inneren des angeschnittenen Segments häufen sich Bruchstücke von zerfallenen Längsmuskelfasern an (Abb. 11*a*), deren ursprünglich langgezogene Kerne mehr und mehr eine Kugelform annehmen.

Die Epidermis, deren Kerne im Wundbereich dicht gedrängt stehen — Mitosen konnten jedoch noch keine festgestellt werden — und eine längliche Form angenommen haben (Abb. 11*b*), überzieht *2 Stunden* nach Amputation fast die ganze Schnittfläche. Das Darmrohr des Wundsegments ist nicht mehr trichterförmig erweitert, sondern stark kontrahiert, sodass das Darmlumen auf ein

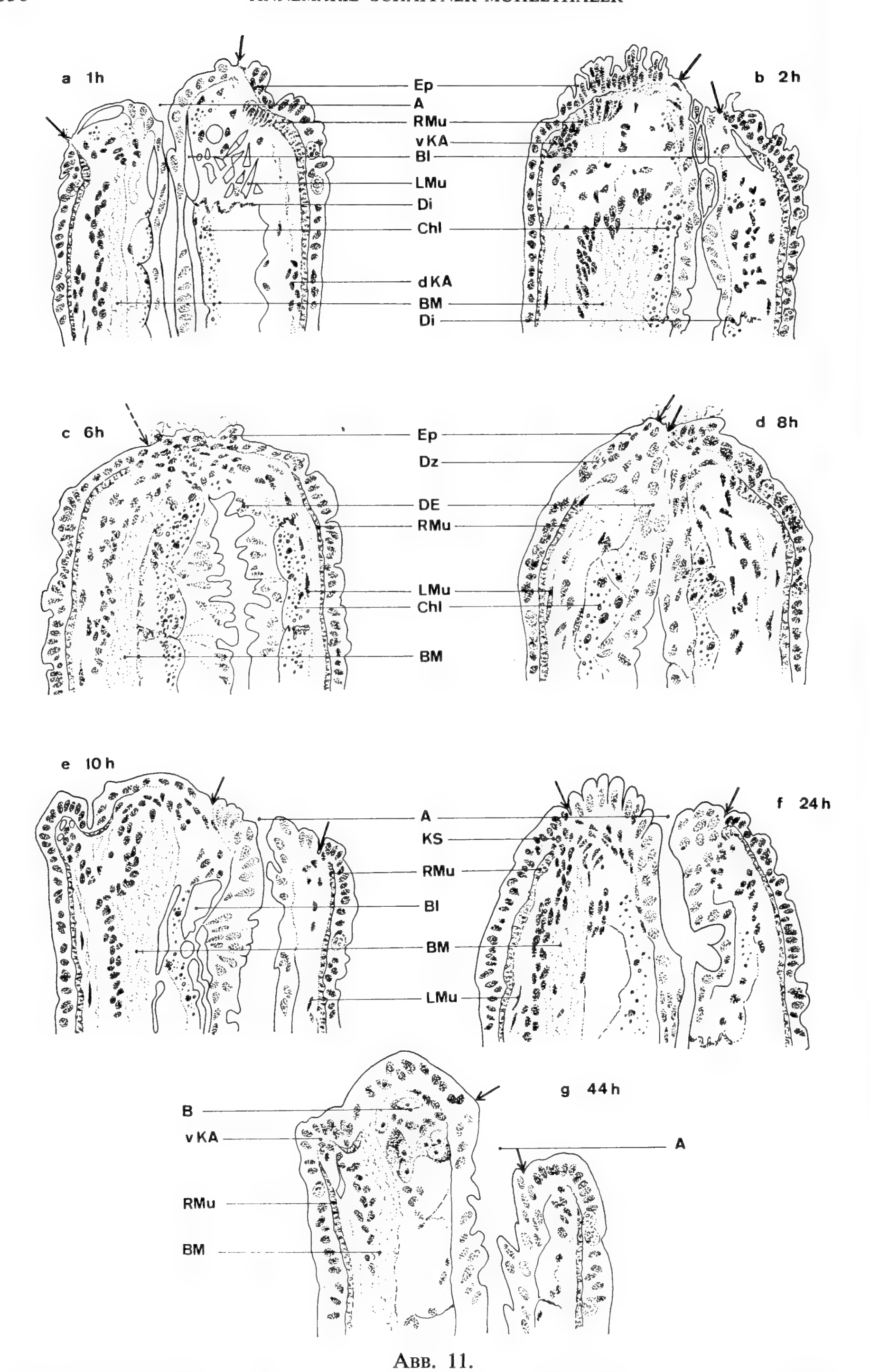


Abb. 11.

Frühstadien der Segmentregeneration 1—44 Stunden nach Amputation der kiementragenden Segmente. a-c und e-g Sagittalschnitte, d Frontalschnitt durch die Amputationszone und die Regeneratsanlage. Die Grenzen zwischen Epidermis und Darmepithel sind mit Pfeilen gekennzeichnet, a, d, f = 300 ×, b = 340 ×, c = 320 ×, e = 360 ×. (A: Anus, B: Blastem, Bl: Blutgefässe, BM: Bauchmark, Chl: Chloragogenzellen, DE: Darmepithel, Di: Dissepiment, dKA: dorsale Kiemenanlage, Dz: Drüsenzellen, Ep: Epidermis, eR: entstehende Ringmuskulatur, KS: Kontaktstelle zwischen Epidermis und Bauchmark, LMu: Längsmuskulatur, Mes: Mesenchym, Nb: Neoblasten, pKS: provisorische Kontaktstelle, RMu: Ringmuskulatur, SK: Sekundärkieme, vKA: ventrale Kiemenanlage.)

Minimum reduziert ist. Die Chloragogenzellen des angeschnittenen Segments zerfallen; ihr Inhalt verteilt sich entlang dem Darm bis in den Bereich der Schnittstelle. Da im unverletzten Segment ihre Zahl um ein vielfaches höher ist als im

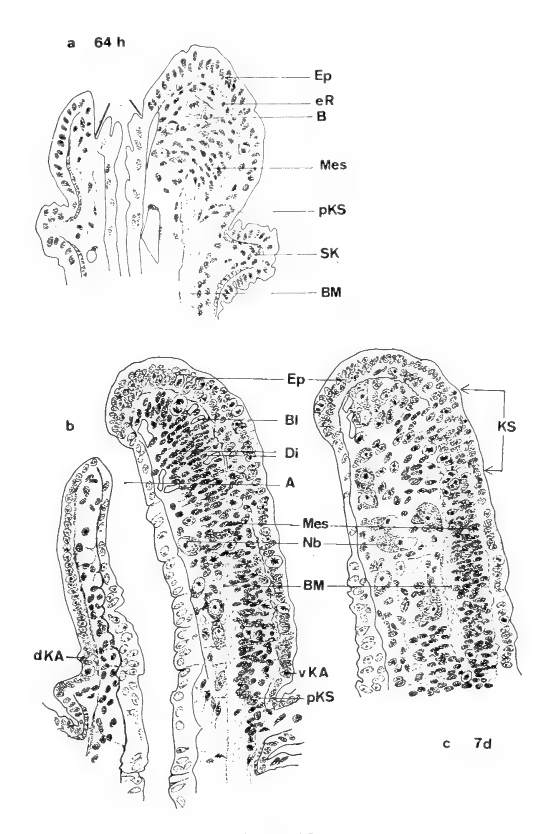


Abb. 12.

Späte Stadien der Segmentregeneration 64—168 Stunden nach Amputation der kiementragenden Segmente. Abbildung 12*c* zeigt nur den ventralen Teil des Regenerats. a = 460 ×, b, c = 270 ×. Für Zeichenerklärung siehe Abbildung 11.

verletzten Segment, ist entweder ein Teil der Einschlüsse bei der Operation verloren gegangen oder aber aufgelöst worden. Ob es sich in diesem Fall um Eleocyten mit trophischer Funktion handelt (Liebmann, 1943) konnte nicht abgeklärt werden.

Die von Stephan-Dubois (1952, 1953, 1954) bei *Tubifex* und *Lumbriculus* eingehend beschriebenen Neoblasten entsprechen in Grösse, Aussehen und Histologie den bei *Branchiura* gefundenen. Diese bis 15 μ grossen Zellen entstehen grösstenteils aus schon vorhandenen Zellen der rückwärtigen Dissepimentbasis. In morphogenetisch inaktiven Segmenten sind 0—3 Neoblasten vorhanden

(Abb. 13*a*). 2 Stunden nach Amputation kann ihre Zahl schon auf 3—5 je Segment ansteigen (Abb. 13*b*).

Zwischen *4—6 Stunden* nach Operation setzt in der Epidermis der hintersten 10 Segmente eine intensive mitotische Zellvermehrung ein. Während im normalen unverletzten Tier 5—15 Mitosen zu zählen sind (Abb. 14*a*), findet man jetzt in den Segmenten 4—7 (von der Schnittstelle nach vorn gerechnet) mit einem Maximum im 6. Segment zT. über 100 in Teilung begriffene Kerne (Abb. 14*b*). Die Mitosen verteilen sich noch mehr oder weniger gleichmässig über die ganze Epidermis. Im Wundsegment selber ist indessen die Zahl der Mitosen noch kaum erhöht.

In der Epidermis des Wundbereiches und im darunter endigenden Darmepithel treten nun vereinzelte Pyknosen auf. In Anbetracht ihrer Lage dürfte es sich dabei um Zellen handeln, die bei der Amputation verletzt worden waren.

6 Stunden nach Amputation ist der Darmausgang von der Epidermis vollständig überzogen. Einzelne Zellen des Darmepithels und der Darmmuskulatur, möglicherweise auch noch Überbleibsel des zerfallenen Chloragogenkomplexes breiten sich fächerförmig zwischen dem nun verschlossenen Ende des Darmrohrs und der Wundepidermis aus (Abb. 11*c*). An einer bestimmten, auf Abbildung 11*c* durch einen Pfeil gekennzeichneten Stelle, ist keine Grenze mehr festzustellen zwischen diesen Derivaten des Darmes und der Epidermis. In diesem Bereich wird im Hinblick auf die Anus-Bildung die Kontinuität der Epidermis und der Darmgewebe erstellt.

Im Wundbereich sind nun die Einschlüsse der Chloragogenzellen fast ganz verschwunden, und die ersten Neoblasten lösen sich von den Dissepimenten der hintersten 10—15 Segmente ab.

Nach *8 Stunden* ist der Darm, dessen Lumen noch immer reduziert ist, erneut und endgültig durchgebrochen (Abb. 11d). Die Zellen des Darmrandes stehen in Kontakt mit der rund um den prospektiven Anus einen Wulst bildenden Epidermis.

Nach *8—10 Stunden* vermehren sich in den hintersten 10 Segmenten mit Ausnahme des angeschnittenen Segments die Neoblasten auf das Maximum von 15—20 je Segment (Abb. 13*c*). Die meisten entstehen direkt aus hypertrophierenden Zellen der Dissepimentbasis, einige sind jedoch Tochterzellen sich teilender Neoblasten.

10 Stunden nach Amputation weichen die Ränder des angeschnittenen Darmrohres wieder auseinander (Abb. 11*e*). Differenzierte Muskelfasern des ursprünglichen Hautmuskelschlauches reichen dorsal und ventral bis zur Wundstelle, während in lateralen Sektoren des Hautmuskelschlauches immer noch Fragmente von angeschnittenen Muskelzellen zu finden sind, die nach weiteren 10 Stunden verschwinden. Nekrotische Bereiche liessen sich im Muskelgewebe nicht mit Sicherheit nachweisen, und Mitosen innerhalb des Verbandes der Muskelfasern treten in Blastemnähe keine auf.

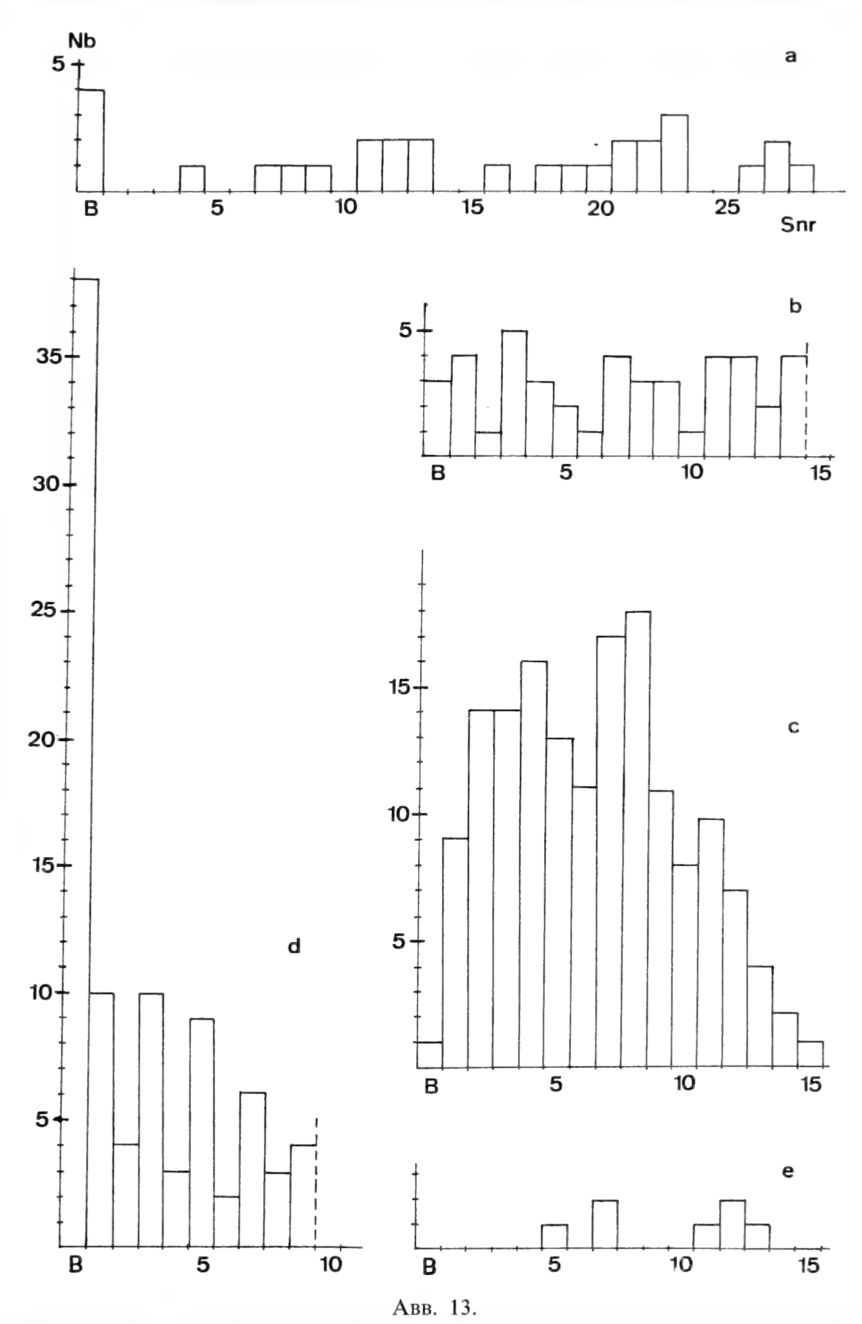


Abb. 13.

Zahl der Neoblasten Nb in den hintersten 9—15 Segmenten im normalen unverletzten Tier (a) und 2 Stunden (b), 10 Stunden (c), 32 Stunden (d) und 104 Stunden (e) nach Amputation der kiementragenden Segmente. Die Tiere der Darstellungen d und e wurden in den letzten 16 Stunden vor Fixation mit Colcemid (0,001 %) behandelt. (B: Blastem, Snr: Segmentnummer. 1 = hinterstes, 15 = vorderstes Segment.)

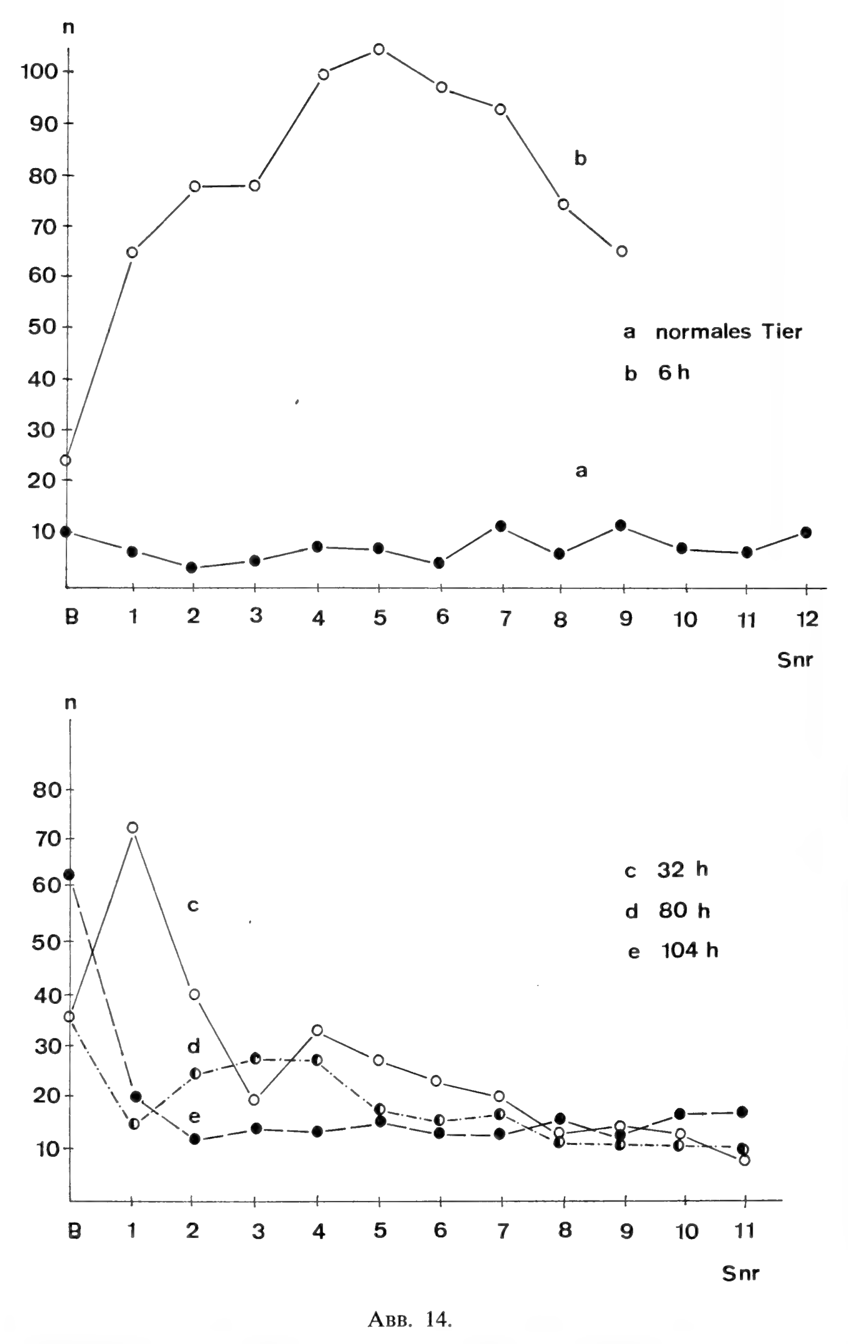


ABB. 14.

Zahl der Mitosen (n) in der Segmentepidermis im normalen unverletzten Tier (a) und 6, 32, 80 resp. 104 Stunden nach Amputation der Kiemensegmente. Die Tiere der Kurven c, d und e wurden in den letzten 16 Stunden vor Fixation mit Colcemid (0,001 %) behandelt. (B: Blastem, Snr: Segmentnummer. 1 = hinterstes, 12 = vorderstes Segment.)

Nach ca. *16 Stunden*, d.h. dann, wenn die ersten Anlagen der Sekundärkiemen sichtbar werden (S. 623) verlagert sich die Mitosetätigkeit innerhalb der Segmentepidermis auf die dorsale und ventrale Seite des Segments in den weiteren Umkreis der entstehenden Sekundärkiemen (S. 625). Jetzt sind auch die ersten Neoblasten, dem Bauchmark folgend, aus benachbarten Segmenten im Wundsegment angelangt.

Nach *24 Stunden* stellt ein aus dem ventralen Bereich des Bauchmarks stammender Zellverband eine lockere Verbindung zwischen der Fasermasse des Bauchmarks und der ventralen Epidermis des Hautmuskelschlauches her (Abb. 11*f*). Die Kerne dieser Zellen sind auffallend langgestreckt. Die Ringmuskulatur reicht in normaler Stärke ventral bis zu dieser Kontaktstelle zwischen Epidermis und Bauchmark, dorsal so weit wie die Epidermis selbst (Abb. 11*f*). Im Bereich der Längsmuskulatur treten in Segmenten vor der Amputationszone vereinzelte Mitosen auf. Die betreffenden Kerne sind länglich und laufen in zwei Spitzen aus. Ob es sich dabei um Fibroblasten, um Myoblasten oder um Produkte von Entdifferenzierungsprozessen handelt, liess sich mit den angewandten konventionellen histologischen Methoden nicht entscheiden.

b. Blastembildung

Diese zweite Phase, die sich von der 24. bis zur 32. postoperativen Stunde erstreckt, ist durch die Bildung und das Wachstum des Regenerationsblastems gekennzeichnet, sowie durch die engere Kontaktnahme zwischen Epidermis und Bauchmark.

Die Epidermis normaler Segmente ist von zahlreichen Drüsenzellen durchsetzt, die in der Wundepidermis nun verschwinden. In der Epidermis wundnaher Segmente verlagert sich nach *32 Stunden* der Bereich mit der höchsten mitotischen Aktivität vom 6. Segment (Abb. 14*b*) in das letzte intakte, an die Wundstelle angrenzende Segment (Abb. 14*c*). Die Gesamtzahl an Epidermismitosen nimmt rasch ab, und mit Ausnahme des Wundsegments steigt sie nie mehr über 40, vom 6. Segment an kopfwärts nie mehr über 20 je Segment (Abb. 14*d*, *e*).

In dieser Phase ist auch im Bereich des Darmrohres eine erhöhte Mitosetätigkeit zu beobachten. Diese beschränkt sich aber auf die hintersten vor dem Wundsegment liegenden 2 Segmente. In den übrigen weiter vorn liegenden Segmenten bleibt die Mitosezahl im Bereich des Darmes auf dem Normalwert von 0—10 Mitosen je Segment (Abb. 15).

Der Grossteil der in den Segmenten entstandenen Neoblasten wandert nun ins Wundsegment, und 32 Stunden nach Amputation konnten im jungen Blastem auf der Ventralseite des Segments an die 40 Neoblasten gezählt werden (Abb. 13*d*), davon die Hälfte in Mitose.

Das Bauchmark biegt unmittelbar vor dem Blastembereich unter einem

Winkel von 30° nach ventral ab und nimmt mit der ventralen Epidermis engen Kontakt auf (Abb. 11*g*).

Das Auftreten von Blutlakunen innerhalb des Blastems deutet darauf hin, dass dessen Blutversorgung von diesem Zeitpunkt an gewährleistet ist. Gefässwandungen konnten aber keine nachgewiesen werden.

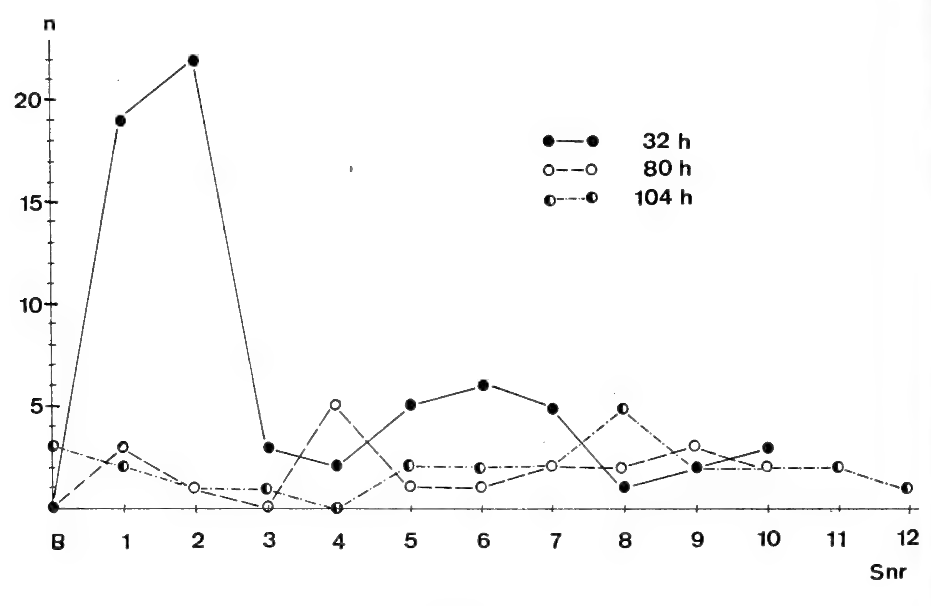


Abb. 15.

Zahl der Mitosen in den hintersten 12 Segmenten des Darmrohres 32, 80 und 104 Stunden nach Amputation. Die Tiere wurden in den letzten 16 Stunden vor Fixation mit Colcemid (0,001 %) behandelt. (B: Blastem, n: Zahl der Mitosen pro Segment, Snr: Segmentnummer. 1 = hinterstes, 12 = vorderstes Segment.)

c. Blastemwachstum und Differenzierung der Segmente

Aufgrund der folgenden Anhaltspunkte kann der Beginn der Segmentdifferenzierung im Regenerat und damit die Bildung des neuen Körperteiles ermittelt werden: Vom Bauchmark aus wachsen nach ca. 40 Stunden Nervenfasern ins Blastem ein, während seine Hauptmasse immer noch dicht unter der Epidermis an der schon mehrfach erwähnten Kontaktstelle endet (Abb. 12*a*). Dadurch dass die Wundepidermis stärker wächst als das Darmepithel, wird dieses von der 32. Stunde an immer mehr ins Innere des Wundsegments verlagert. Aus diesem Grund ist der Endabschnitt des Darmes von Epidermis ausgekleidet. Ausserdem wächst zunächst vor allem der ventral des Darmes liegende Bereich mit dem Blastem stark aus, sodass die Darmöffnung 45, spätestens 60 Stunden nach Amputation dorsalwärts verschoben wird (Abb. 11*g*).

Das Blastemwachstum beruht auf einer intensiven Mitosetätigkeit innerhalb der das Blastem umhüllenden Epidermis (Abb. 14*d*, *e*) und der das Blastem bildenden Neoblasten und ihrer Tochterzellen (Abb. 13*d*). Während der ersten 7—10 Tage nach Amputation erstreckt sich diese Mitosetätigkeit auch auf das Mesenchym der 20—25 in dieser Zeit entstandenen Segmente. Zusammen erreichen diese eine Längsausdehnung von 2—3 normalen Segmenten. Das vorderste der regenerierten Segmente, d.h. dasjenige, das an die Amputationsstelle anschliesst, steht umittelbar vor der Differenzierung seiner Kiemen (Abb. 12*b*, dKA, vKA). Mit fortschreitender Differenzierung der Segmente bleiben die Mitosen im Mesenchym auf die Zellen des Blastems beschränkt.

Während des ganzen Regenerationsprozesses ist das Blastem, das sich aus den Neoblasten und aus ihnen entstandenen Mesenchymzellen zusammensetzt, im ventralen Teil des Regenerats lokalisiert (Abb. 12*b*, *c*). Im dorsalen Teil treten keine Neoblasten auf, und die Epidermis bleibt dort durchwegs einschichtig. Die im Dorsalbereich benötigten Regenerationszellen werden offenbar aus dem ventral liegenden Blastem bezogen. Dies mag mit ein Grund dafür sein, dass der dorsale, über dem Darm liegende Körperteil mit den dorsalen Kiemen langsamer regeneriert als der ventrale Körperteil (Tafel I*b*).

In den mesodermalen Geweben der an die Schnittstelle grenzenden alten Körpersegmente bleibt die Mitoserate während der ganzen Regenerationsdauer auf gleichem Niveau. Eine Ausnahme bilden nur die Mesenchymzellen im Innern der entstehenden Sekundärkiemen (vergl. S 627).

Das *64 Stunden* alte Blastem setzt sich aus kleinen Neoblasten und zahlreichen aus diesen hervorgegangenen Mesenchymzellen zusammen (Abb. 12*a*). Letztere besitzen wenig Plasma und liegen dicht nebeneinander. Obwohl die Dissepimente noch nicht differenziert sind, ist deren Lage aufgrund der Anordnung und Orientierung der Blastemzellen — auf einem Sagittalschnitt in dorsoventraler Richtung (Abb. 12*a*) — vorgezeichnet.

Die Längsmuskulatur scheint sich aus eigenen Elementen zu regenerieren. Dafür sprechen die schon erwähnten Mitosen der Fibroblasten, Myoblasten oder entdifferenzierten Zellen im Bereich des Muskelgewebes. Anhaltspunkte für eine Einwanderung von Blastemzellen konnten nicht gefunden werden. Die Ringmuskulatur war bis zu diesem Stadium noch nicht differenziert. Erste Anzeichen erscheinen 64 Stunden nach Amputation am Aussenrand des Blastems und unter der Epidermis: Ventral und distal findet sich eine Kette von Zellen mit kleinen Kernen, bei denen es sich vermutlich um Myoblasten handelt (Abb. 12*a*, eR).

Nach *120 Stunden* hat das Regenerat nach intensiver Vermehrung der Mesenchymzellen weiter an Länge zugenommen, ohne dass äusserlich eine metamere Gliederung feststellbar wäre. Erst nach *7 Tagen* treten auf histologischen Bildern die ersten Dissepimente auf. Möglicherweise wurden diese schon vorher differenziert, können aber erst dann festgestellt werden, wenn der zunächst dicht stehende

Verband von Mesenchymzellen sich etwas lockert (Abb. 12*b*). Die ersten Dissepimente erscheinen im vordersten Teil des Regenerats, während sich ihre Lage in der Regeneratsspitze aufgrund der schon differenzierten segmentalen Ringgefässe erahnen lässt (Abb. 12*b*).

Die Nervenfasern, die 40 Stunden nach Regenerationsbeginn ins Blastem einwachsen (Abb. 12*a*), verdichten sich zum definitiven Bauchmark des Regenerats, indem knapp vor den auswachsenden Axonen beidseits des Bauchmarks auf einer Länge von 10—15 Zellbreiten (Abb. 12*c*, KS) Epidermiszellen ins Innere einwandern und in Nervenzellen umgewandelt werden (vergl. auch Haase, 1898; Korschelt, 1927). In einem 18-tägigen Regenerat reduziert sich diese Einwanderungszone, im Zuge der Verlangsamung der Regenerationsgeschwindigkeit, auf 2—3 Zellbreiten (Tafel I*b*). Die 32 Stunden nach Amputation entstandene Kontaktstelle zwischen Epidermis und Bauchmark verschwindet (Abb. 12*b*, pKS). Es scheint, dass sie nur solange nötig war, bis die auswachsenden Nervenfasern in der Regenerationsspitze den Kontakt mit der regenerierten Epidermis aufgenommen hatten.

Im Hautmuskelschlauch des 7-tägigen Regenerats ist die schwache Muskelschicht schon deutlich in Längs- und Ringmuskulatur geschieden. Erstere zieht sich dorsal und ventral bis in die hinterste Regeneratsspitze, während die Ringmuskulatur nur bis auf die Höhe der neuen ventralen Kontaktstelle (Abb. 12*c*, KS) zwischen Epidermis und Bauchmark reicht. Im Verlauf der weiteren Segmentdifferenzierung wird die Ringmuskulatur nur unbedeutend dicker, während sich die Längsmuskulatur um das 4—5 fache verdickt.

In diesem Zeitpunkt wandern immer noch Neoblasten aus den ans Regenerat angrenzenden Segmenten in dieses ein (Abb. 12*b*, *c*). Offenbar wird noch längere Zeit ein reduzierter Zustrom von Neoblasten aus Segmenten vor dem Amputationsbereich in Richtung Blastem aufrecht erhalten.

Im weiteren Verlauf der Regeneration, die nach und nach in ein normales Längenwachstum übergeht, verringert sich die Geschwindigkeit der teloblastischen Segmentbildung: In den auf die Amputation folgenden 7—10 Tagen werden 20—25 Segmente regenerativ gebildet; in weiteren 10 Tagen reduziert sich der Zuwachs auf 10—15 Segmente.

Im übrigen bietet auch ein 30-tägiges Regenerat nur graduelle Unterschiede zum eingehend beschriebenen 7-tägigen Regenerat: Die ältesten der regenerierten Segmente weiten sich aus (die normale Länge wird jedoch erst nach 2—3 Monaten erreicht), sodass das Coelom sichtbar wird. Ausserdem holt die Dorsalseite ihren Rückstand auf, den sie bezüglich der Differenzierungsgeschwindigkeit gegenüber dem ventralen Bereich hatte. Dies äussert sich auch darin, dass sich die Zahl der dorsal regenerierten Kiemen an diejenige der ventralen angleicht. Das rasche regenerative Wachstum geht im Verlauf der folgenden 2 Monate wieder in das langsame ontogenetische über (vergl. Tafel I*a* und *b*).

G. REGENERATION DER PRIMÄRKIEMEN

Die ersten Anzeichen einer beginnenden Primärkiemenregeneration treten an den vordersten Segmenten des Regenerats 7—10 Tage nach Amputation auf (Abb. 12*b*, dKA, vKA). 2—3 Wochen nach Amputation kann das Regenerat bereits 30 Segmente mit je einem regenerierten Kiemenpaar aufweisen. Tafel I*b* zeigt einen Sagittalschnitt durch ein 18 Tage altes Regenerat.

Die drei anlässlich des ontogenetischen Wachstums definierten Entwicklungsstadien werden auch hier als Richtlinien für den Entwicklungszustand der Kiemen herangezogen. Sie lassen sich hier aber nicht deutlich voneinander abgrenzen.

Stadium 1

Der Beginn der Primärkiemenregeneration manifestiert sich in der Epidermis des regenerierten Segments. Vor der ventralen Kontaktstelle zwischen Epidermis und Bauchmark, deren Zellen rundliche Kerne haben, bildet sich eine Zone mit langgezogenen Epidermiszellen und -kernen. Dies ist die Region, in deren Zentrum die neue Kieme entstehen wird: Im Längsschnitt gesehen rücken einige Epidermiszellen nahe zusammen und bilden zunächst einen kleinen Höcker mit konzentrisch angeordneten länglichen Kernen (Abb. 12*b*, KA). Als Folge dieses Evaginationsvorganges flachen sich die Epidermiszellen zwischen zwei benachbarten Kiemenanlagen ab. Da wohl in der Segmentepidermis Mitosen auftreten, jedoch praktisch keine in der zukünftigen Kiemenepidermis, darf angenommen werden, dass ein erster Kiemenhöcker aufgrund von Zellverschiebungen und Zellstreckung entsteht.

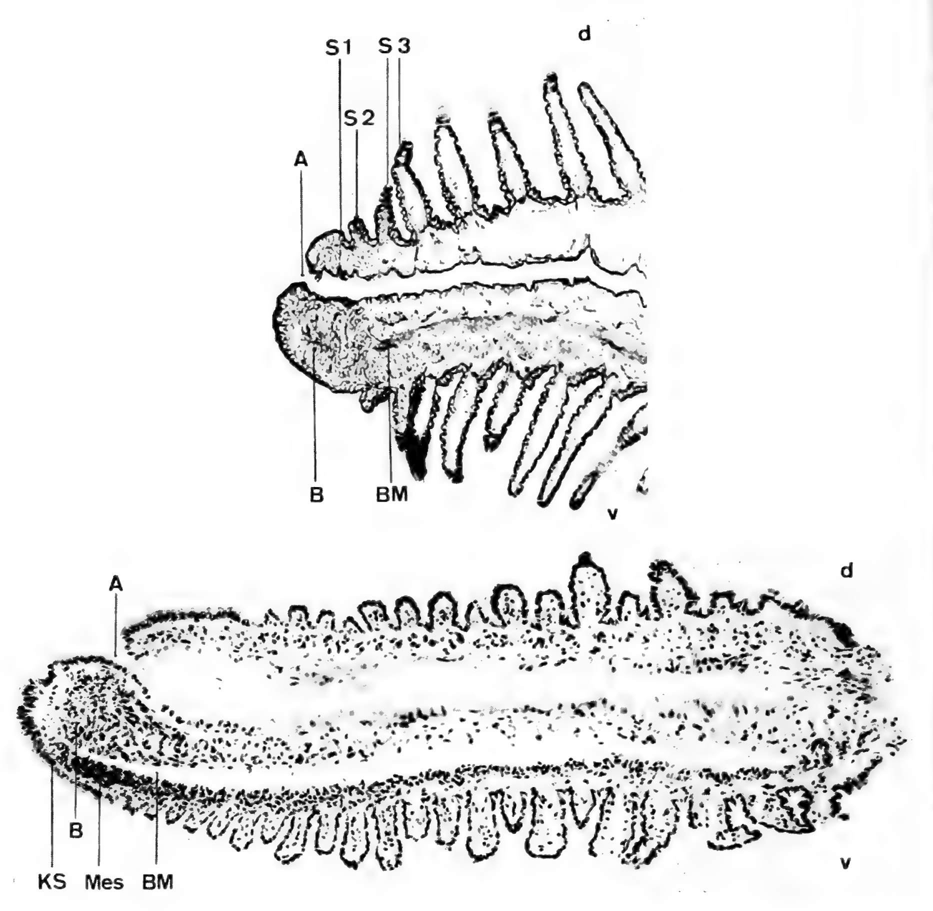
Unter der schwachen Epidermiserhebung erscheinen nun einzelne Fasern der Segment-Ringmuskulatur, während die Längsmuskulatur an der Basis der entstehenden Kieme auseinanderweicht (vergl. auch S. 626). Die so entstandene Lücke im Hautmuskelschlauch wird von den Mesenchymzellen, die zunächst einzeln in die Kiemenanlage einwandern, als Durchlassöffnung benützt.

Stadium 2

Das im Zusammenhang mit dem ontogenetischen Wachstum beschriebene Stadium 2, gekennzeichnet durch den mit Mesenchymzellen dicht gefüllten Kiementubulus, fällt hier weg, da das Einwandern der Mesenchymzellen und die Längsstreckung der Kiemen annähernd synchron und langsam verlaufen. Auf Stadium 1 folgt deshalb direkt das Stadium 3.

Stadium 3

Mit dem Längenwachstum der Kiemen werden die Kerne der Epidermiszellen rundlich. Mitosen in der Kiemenepidermis werden häufig, beschränken sich aber



TAFEL I*a*.

Sagittalschnitt durch das Hinterende eines frisch geschlüpften *Branchiura*. Vergr.: 245 ×. (A: Anus, B: Blastem, BM: Bauchmark, S1, S2, S3: Stadien 1—3 der ontogenetischen Kiemenentwicklung, d: dorsal, v: ventral.)

TAFEL I*b*.

Sagittalschnitt durch ein 18-tägiges Regenerat von *Branchiura*. Vergr.: 150 ×. (A: Anus, B: Blastem, BM: Bauchmark, KS: Kontaktstelle, Mes: Mesenchym, d: dorsal, v: ventral.)

auf den Basalteil der Kieme. In den oberen 3/4 der Kieme konnten keine Teilungsfiguren beobachtet werden. Von der Bildungszone an der Basis der Kieme werden die Epidermiszellen distalwärts verschoben. Im Segmentmesenchym treten vereinzelt noch Mitosen auf, nie aber unter den Mesenchymzellen der Kiemen. Wir

schliessen daraus, dass bei der Regeneration alle Mesenchymzellen der entstehenden Kieme aus dem Körpermesenchym stammen.

Das Blastem ist während der ganzen Regenerationsdauer gut durchblutet. Segmentale Ringgefässe sind schon in einem 7-tägigen Regenerat festzustellen (vergl. S. 638). Das Einwachsen der Kiemengefässe als Abkömmlinge dieser Ringgefässe fällt zeitlich mit dem Wachstum der Kiemen zusammen.

Voll ausdifferenzierte Primärkiemen findet man erst 20 und mehr Segmente von der Regeneratsspitze entfernt. Diese Tatsache steht im Gegensatz zu den Befunden über die ontogenetische Kiemenentstehung, wo schon das dritthinterste Segment praktisch ausgewachsene Kiemen trägt (vergl. Tafel I*a* und *b*). Ausserdem zählt man am 18-tägigen regenerierten Hinterteil auf der Ventralseite 6—7 Kiemen mehr, bevor die erste dorsale Anlage erscheint, und die jüngste ventrale Kieme liegt auf der Höhe des Anus (Tafel I*b*). Sie entsteht gleichzeitig oder sogar kurz vor der über dem Darm liegenden dorsalen Segmenthälfte. Später verlangsamt sich die regenerative Neubildung von Kiemen in gleichem Mass wie die Regeneration neuer Segmente sich allmählich verzögert.

H. DISKUSSION

a. Segmentregeneration

Die regenerative Neubildung von Segmenten, wie sie in dieser Arbeit für *Branchiura sowerbyi* Beddard beschrieben wurde, stimmt, was die histodynamischen Aspekte anbelangt, weitgehend mit derjenigen anderer Oligochäten überein (Herlant-Meewis, 1964; Abeloos, 1965; Boilly, 1967, 1968).

Wie beim nah verwandten *Tubifex* (Haase, 1898; Stephan-Dubois, 1952) wird das angeschnittene Darmrohr von der Epidermis vorübergehend verschlossen. Der Durchbruch erfolgt bei *Branchiura* schon 10 Stunden, bei *Tubifex* erst 24—48 Stunden nach Amputation. Bei anderen Würmern wird der Anus auch in den ersten Stunden nach Amputation nicht verschlossen. Nach Abeloos (1965) kommen bei den Anneliden je nach Species und Amputationsniveau beide Arten des Wundverschlusses vor.

Die Amputationswunde wird von der Epidermis des Wundsegments überwuchert. Dieser Vorgang ist zunächst das Resultat von Zellstreckungen; die mitotische Vermehrung der Epidermiszellen setzt erst 4—6 Stunden nach Amputation ein und dies vor allem in den nicht unmittelbar an die Wunde grenzenden Segmenten. Im Laufe des späteren Längenwachstum des Regenerats greift die Mitosetätigkeit auch auf die Regenerationsepidermis über. Nach unseren Beobachtungen gehen die Neuroblasten, aus denen das regenerierende Bauchmark

aufgebaut wird, aus Derivaten der Epidermis hervor (vergl. auch HAASE, 1898; KORSCHELT, 1927). Das angeschnittene Bauchmark nimmt sofort Kontakt auf mit der Wundepidermis. Wo dieser Kontakt nicht zustande kommt, verläuft nach unseren Beobachtungen die Regeneration nicht normal, d.h. es wird kein mesodermales Blastem gebildet. Es wäre in diesem Zusammenhang zu untersuchen, ob neurosekretorische Vorgänge für den weiteren Verlauf des Regenerationsprozesses verantwortlich sind. Dieser neuro-epidermale Kontakt bleibt so lange erhalten, bis die vom Bauchmark auswachsenden Nervenfasern eine neue Kontaktstelle in der Spitze des sich entwickelnden Regenerats erstellt haben.

Die Histogenese der mesodermalen Komponenten des Regenerats, vor allem der Muskulatur, konnte nicht ganz abgeklärt werden: Das entstehende, auf der Ventralseite des Regenerats konzentrierte Blastem setzt sich aus Zellen zusammen, die grösstenteils Abkömmlinge von Neoblasten sind. In adulten, morphogenetisch inaktiven Exemplaren von *Branchiura* liegen in jedem Segment 0—3 grosse Neoblasten (in den vordersten 12—14 Segmenten konnten keine nachgewiesen werden), die sehr ähnlich denjenigen von *Tubifex* und *Lumbriculus* sind (STEPHAN-DUBOIS, 1952, 1953, 1954). Nach einer Amputation nimmt die Zahl der an der Basis der Dissepimente liegenden Neoblasten in den der Wundstelle vorgelagerten Segmenten sprunghaft zu. Diese Zunahme beruht darauf, dass sich mesodermale Zellen der Dissepimentbasis durch Hypertrophierung in Neoblasten umwandeln. Es wurden aber auch Teilungen festgestellt, sowohl unter den Neoblasten *in situ* als auch unter denjenigen, die sich von den Dissepimenten gelöst hatten und bereits auf der Wanderung in Richtung Blastem waren. Diese Beobachtung bei *Branchiura* steht im Gegensatz zu Befunden von STEPHAN-DUBOIS (1954) an *Lumbriculus*, nach denen die mitotische Vermehrung der Neoblasten erst dann einsetzt, wenn sie die Amputationsstelle erreicht haben.

Der Zustrom von Neoblasten aus den der Schnittstelle benachbarten Segmenten dauert bei *Branchiura* bis zum 7. postoperativen Tag an. Aber auch ältere Regenerate und Tiere in der Ontogenese (vergl. Abb. 5*b*) zeigen im Blastem, resp. in der teloblastischen Wachstumszone noch eine beschränkte Anzahl von Neoblasten. Eine Übereinstimmung ergibt sich diesbezüglich mit der von BOILLY (1967) an *Syllis* gemachten Feststellung, wo sich nach einer Amputation eine ventrale Masse von Mesenchymzellen von der Parietopleura löst, an die Wundstelle wandert, das Blastem bildet und in reduzierter Zahl (ca. 30 Zellen) im Verlauf des weiteren Wachstums als mesodermale Reserve in der hintersten Körperspitze liegen bleibt. Da bei *Branchiura* auch im ontogenetischen Wachstum und in Segmenten, die weit vom Körperende entfernt liegen, losgelöste und in Teilung begriffene Neoblasten zu finden sind, ist die Möglichkeit nicht auszuschliessen, dass auch ohne Trauma eine begrenzte Verschiebung von Neoblasten stattfindet. Eine Amputation würde lediglich den Zustrom aus den nächstliegenden 15—20 Segmenten intensivieren.

Sind die mesodermalen Elemente im Regenerat einmal segmental abgegliedert, so wird die Mitosetätigkeit praktisch eingestellt. Das bedeutet, dass die Zahl der in diesen Mesodermpaketen enthaltenen Zellen für die Differenzierung des Segmentes ausreicht.

b. Kiemenmorphogenese

Die ontogenetische und regenerative Bildung der Kiemen (Primärkiemen) einerseits und die Entstehung der Sekundärkiemen gehen von verschiedenen Ausgangsbedingungen aus. Im Falle der regenerativen Kiemenbildung (Regeneration der Primärkiemen) hat das Segment noch blastematischen Charakter (Tafel I*b*): Die Segmentgrenzen sind noch nicht festgelegt, und im Bereich des Hautmuskelschlauches setzt die Differenzierung der Muskulatur erst ein. Die Epidermis ihrerseits unterscheidet sich nicht von der normalen Segmentepidermis.

Bei der ontogenetischen Entwicklung der Kiemen ist das kiemenbildende Segment noch kleiner als normal, seine Strukturen (Hautmuskelschlauch, Darmkanal etc.) sind jedoch schon weitgehend differenziert (Tafel I*a*).

In diesen beiden Fällen entstehen die epidermalen Kiemenanlagen in gleicher Weise, d.h. zunächst durch Zusammenrücken der Segmentepidermis, später durch mitotische Vermehrung der Epidermiszellen vor allem an der Basis der Kieme. Bezüglich der Einwanderung von Mesodermzellen in die Kiemenanlage unterscheiden sich die beiden Vorgänge dadurch, dass in der Ontogenese sofort zahlreiche Mesenchymzellen in die Anlage eindringen und sich im Laufe des Kiemenwachstums im Innern der Kieme verteilen, während bei der regenerierenden Primärkieme über längere Zeit immer wieder vereinzelte Mesenchymzellen einwandern. In beiden Fällen konnte nicht festgestellt werden, ob der Anstoss zur Bildung der Kiemenanlage von der ektodermalen oder mesodermalen Komponente ausgeht.

Bei der Regeneration des amputierten Hinterteils werden sofort zahlreiche schmale Segmente angelegt, die sich relativ langsam (innerhalb von 2—3 Monaten) weiterdifferenzieren (Tafel I*b*). Dies gilt auch für die regenerierenden Primärkiemen, die zahlreich in Form von Anlagen vorliegen. In der Ontogenese dagegen sind stets nur 2—3 teloblastisch entstehende Segmentanlagen gleichzeitig vorhanden (Tafel I*a*). Dorsale und ventrale Kiemen entstehen hier gleichzeitig, während im Regenerat zunächst die ventralen und erst später die dorsalen Kiemen angelegt werden. In dieser Hinsicht herrscht zwischen dem Regenerat und der teloblastischen Wachstumszone ein grundlegender Unterschied.

Sekundärkiemen, die nach Amputation der kiementragenden Segmente aus voll ausdifferenzierten Segmenten des Wurmes entstehen, zeigen im Vergleich mit der Ontogenese und der Regeneration von Primärkiemen einen ähnlichen Entwicklungsverlauf. Hier jedoch treten die ersten Anzeichen der beginnenden

Kiemenbildung im Mesenchym auf, das in der hinteren Segmenthälfte wo die Kieme entstehen wird, die Epidermis dicht unterlagert. Diese Mesenchymzellen stammen aus dem Coelom und müssen, um in die Kieme zu gelangen, den Hautmuskelschlauch durchqueren. Die histologischen Bilder zeigen, dass an der Durchtrittstelle die Längsmuskulatur auseinanderweicht und eine Lücke bildet, die auch von den Blutgefässen der Kieme benützt wird. Die Fasern der Ringmuskulatur, die den Epidermishöcker unterlagern, werden in die sich verlängernde Kiemenanlage miteinbezogen und bilden die Kiemenmuskulatur.

Nach unseren Beobachtungen spielen sich die gleichen Vorgänge auch in der Ontogenese und während der Regeneration der Primärkiemen ab, mit dem Unterschied, dass die Segmente dort noch nicht denselben Differenzierungsgrad erreicht haben.

Leider war es nicht möglich, die Entstehung der Blutgefässe in der Kiemenanlage zu verfolgen; ihre Epithelien sind ausserordentlich dünn und treten histologisch kaum in Erscheinung. Es wäre von Interesse zu wissen, ob sie durch einen Sprossungsprozess aus den Ringgefässen des Segments hervorgehen oder ob sie *in situ* durch entsprechende Differenzierung der Mesenchymzellen entstehen.

Das Verschwinden der Kiemen ist ein Resorptionsvorgang, wobei, ohne dass Pyknosen in Erscheinung treten, die Zellen wieder dem Segment einverleibt werden. Die ins Segment zurückwandernden Mesenchymzellen werden, wie vermutet, als Reservezellen im Segment eingelagert.

Es ist späteren Untersuchungen vorbehalten, die Faktoren zu identifizieren, welche diese morphogenetischen Prozesse steuern.

Zusammenfassung

1. Die Histogenese der Primär- und Sekundärkiemen, ihre Resorption und die Segmentregeneration von *Branchiura sowerbyi* Beddard (Oligochaeta, Tubificidae) wurden mit Hilfe histologischer Methoden untersucht.

2. Die Histogenese der regenerierenden Segmente stimmt weitgehend mit der anderer Oligochäten überein. Nach Amputation wird die ganze Wundfläche von der Epidermis überwuchert. Der Kontaktstelle zwischen Bauchmark und Wundepidermis scheint eine besondere morphogenetische Bedeutung zuzukommen. Das mesodermale Zellmaterial der regenerierenden Segmente stammt von den Neoblasten der 15—20 hintersten Segmente, die zur Wundstelle wandern und deren Tochterzellen das Blastem bilden.

3. Primär- und Sekundärkiemen entstehen als kleine Höcker der Segmentepidermis, in die Mesenchymzellen einwandern. Die Muskulatur der Kiemenfilamente leitet sich von der Ringmuskulatur des sich differenzierenden

resp. bereits differenzierten Hautmuskelschlauches ab, in dem eine Lücke entsteht, durch welche Mesenchymzellen und Kapillargefässe in die Kieme eindringen. Die Entwicklungsgeschichte dieser Gefässe konnte nicht ermittelt werden.

4. Obschon Ontogenese und Regeneration der Primärkiemen und die Entwicklung von Sekundärkiemen von verschiedenen Voraussetzungen ausgehen, konnten, was die Histogenese der Kiemenbildung angeht, keine grundlegenden Unterschiede festgestellt werden.

5. Bei der Resorption der Kiemen werden die verschiedenen Entwicklungsstadien in umgekehrter Reihenfolge durchlaufen, wobei die mesodermalen Zellen der Kieme ins Segment zurückwandern und die Kiemenepidermis wieder in die Segmentepidermis eingefügt wird.

Summary

1. Histological methods have been used to study the histogenesis of primary and secondary gills, their absorption and the regeneration of segments in *Branchiura sowerbyi* Beddard (Oligochaeta, Tubificidae).

2. It has been confirmed that the histogenesis of regeneration of segments is similar to that of other Oligochaeta. After amputation the epidermis grows over the whole area of the wound. The contact point between ventral nerve cord and wound epidermis seems to be of particular morphogenetic importance. The mesodermal cell material of the regenerating segments develops from the neoblasts of the 15 to 20 most posterior segments, which migrate to the wound and whose daughter cells form the blastema.

3. Primary and secondary gills originate as small protuberances in the epidermis of the segments into which the mesenchymal cells enter. The muscular system of the gill filaments leads from the circular muscle layer of the differentiating or already differentiated muscles of the body wall. The mesenchymal cells and capillaries are penetrating the gills through a gap appearing in those muscle layers. The full genesis of these vessels could not be determined.

4. Although ontogenesis and regeneration of primary gills and development of secondary gills are starting from different conditions, no fundamental differences concerning the histogenesis of gill development have been found.

5. During reabsorption of gills the different stages take place in reverse sequence, i.e. the mesodermal cells of the gill migrate back into the segment, and then the gill's epidermis is integrated into the epidermis of the segment.

Résumé

1. L'histogenèse des branchies primaires et secondaires, leur résorption ainsi que la régénération des segments de *Branchiura sowerbyi* Beddard (Oligochètes, Tubificidae) ont été étudiées au moyen de méthodes histologiques.

2. L'histogenèse de la régénération des segments correspond exactement à ce que l'on observe chez les autres oligochètes. Après amputation, toute la surface lésée est envahie par l'épiderme. La zone de contact entre la chaîne nerveuse ventrale et l'épiderme endommagé semble avoir une signification morphologique particulière. Le matériel cellulaire mesodermique des segments en régénération provient des neoblastes des 15 à 20 segments terminaux qui émigrent jusqu'à l'endroit blessé et dont les cellules-filles forment le blastème.

3. Les bourgeons des branchies primaires et secondaires ressemblent à de petites bosses de l'épiderme du segment dans lequel émigrent les cellules du mésenchyme. La musculature des filaments branchiaux provient de la musculature annulaire de l'enveloppe musculaire sous-cutanée en voie de différenciation ou déjà différenciée, dans laquelle apparaît une lacune où les cellules du mésenchyme et les vaisseaux capillaires pénètrent dans la branchie. L'histoire du développement de ces vaisseaux n'a pas pu être éclaircie.

4. Bien que l'ontogenèse et la régénération des branchies primaires d'une part et le développement des branchies secondaires d'autre part procèdent de phénomènes différents, aucune divergence fondamentale n'a pu être prouvée par l'étude de l'histogenèse de leur développement.

5. Au moment de la résorption des branchies, les différents stades du développement sont repris en sens inverse, c'est-à-dire que les cellules mesodermiques des branchies retournent à l'intérieur du segment et l'épiderme branchial s'intègre à nouveau dans l'épiderme segmentaire.

LITERATUR

Abeloos, M. 1965. *L'histogénèse dans la régénération des vers.* In: *Regeneration in animals and related problems*, pp. 216-227. North-Holl. Publ. Co., Amsterdam.

Beddard, E. 1892. *A new branchiate Oligochaete, Branchiura sowerbyi.* Q. J. microsc. Sci. 33: 325-342.

— 1895. *A monograph of the order Oligochaeta.* Clarendon Press, London.

Boilly, B. 1967. *Etude histologique des premiers stades de l'histogénèse dans la régénération caudale et céphalique chez une annélide polychète (Syllis amica Quatrefages).* Arch. Anat. microsc. 56 (2): 167-204.

Haase, H. 1898. *Über Regenerationsvorgänge bei Tubifex rivulorum Lam. mit besonderer Berücksichtigung des Darmkanals und Nervensystems.* Z. wiss. Zool. 65 (2): 211-256.

Herlant-Meewis, H. 1964. *Regeneration in Annelids.* In: *Advances in morphogenesis*, 4: 155-215. Acad. Press, New York and London.

Keyl, F. 1913. *Beiträge zur Kenntnis von Branchiura sowerbyi Beddard.* Z. wiss. Zool. 107: 199-308.

Korschelt, E. 1927. *Neubildung von Organen und Neoblasten bei den Anneliden.* In: *Regeneration und Transplantation*, 1: 298-308. Borntraeger, Berlin.

Kubli, E. 1964. *Biologie und Regeneration von Branchiura sowerbyi Beddard.* (Unveröffentl. Semesterarbeit). Zool. Inst., Univ. Zürich.

Leutert, R. 1970. *Histologische und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Meiose von Branchiura sowerbyi Beddard.* (Unveröffentl. Diplomarbeit). Zool. Inst., Univ., Zürich.

Liebmann, E. 1943. *New light on regeneration of Eisenia foetida.* J. Morph. 73: 583-610.

Lindenmann, R. 1966. *Bildung und Resorption der Kiemen bei Branchiura sowerbyi Beddard.* (Unveröffentl. Diplomarbeit). Zool. Inst., Univ. Zürich.

Michaelsen, W. 1908. *Zur Kenntnis der Tubificiden.* Arch. Naturgesch. 74: 129-162.

Nakamura, N. 1940. *Secondary Formation of Gills in Branchiura sowerbyi.* Jap. J. Zool. 9: 195-208.

Pankow, W. 1969. *Die Embryonalentwicklung von Branchiura sowerbyi Beddard.* (Unveröffentl. Diplomarbeit). Zool. Inst., Univ. Zürich.

Romeis, B. 1948. *Mikroskopische Technik*, 15. Auflage. München.

Spencer, W. P. 1932. *A gilled Oligochaete Branchiura sowerbyi new to America.* Trans. Am. microsc. Soc. 60 (4): 267-272.

Stephan-Dubois, F. 1952. *Phénomènes de migration dans la régénération de Tubifex tubifex et de Lumbriculus variegatus.* C.R. Séanc. Soc. Biol. 146: 127-131.

— 1953. *Activation et migration des néoblastes dans la régénération caudale de Lumbriculus variegatus à partir d'un territoire sain ou irradié.* C.R. Séanc. Soc. Biol. 147: 887-890.

— 1954. *Les néoblastes dans la régénération postérieure des oligochètes microdriles.* Bull. biol. Fr. Belg. 88: 182-247.

Tome 79, fasc. 2, n° 20: 649-674 — Septembre 1972

Autoradiographische Untersuchungen zur kurzzeitigen Zellmarkierung sowie Polarität und Ausmass der individuellen Zellwanderung bei *Hydra attenuata* (Pall.)

von

Gabriel VÖGELI
Zoologisch-Vergleichend-Anatomisches Institut der Universität Zürich

Mit 9 Textabbildungen und 3 Tabellen

1. EINLEITUNG [1]

Die Hydrozoa und insbesonders die sich vegetativ vermehrenden Einzelpolypen und Polypenkolonien nehmen, was die Wachstumsprozesse anbelangt, unter den Metazoen eine Sonderstellung ein. Grösse und Gestalt des Individuums oder der Kolonie sind das Resultat ununterbrochener Erneuerungsprozesse, die regional auftretende Zellverluste durch mitotische Vorgänge kompensieren. Diese morphogenetische Plastizität, die bis ins sogenannte Adultstadium erhalten bleibt, bildet die Voraussetzung für das fast uneingeschränkte Regenerationsvermögen (TARDENT, 1960) und die somatische Unsterblichkeit (BRIEN, 1949) dieser Organismen. BRIEN (1949) hat als erster darauf aufmerksam gemacht, dass in der Süsswasserhydra eine sogenannte „Bildungsregion" tätig sein muss, die materiellen Ersatz für die in der Tentakelregion und im Bereich der Fussdrüse auftretenden Zellverluste leistet. Nach BRIEN (1949) muss diese Bildungszone, in der eine

[1] Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. P. TARDENT danke ich herzlich für die Leitung und Förderung dieser Arbeit.

intensive Zellvermehrung postuliert werden muss, in der subtentakulären Region des Rumpfes liegen. Von dort aus werden die Zellen einerseits in Richtung Tentakel, anderseits entlang der Rumpfsäule gegen die Basis des Polypen verschoben. Diese Verschiebungen ektodermaler und entodermaler Zellverbände im Rumpfbereich sind mit Hilfe radioaktiver Zellmarkierungen demonstriert worden (CAMPBELL, 1967*b*). Das Phänomen als solches ist unbestritten, aber es gibt noch eine Reihe ungelöster Probleme im Zusammenhang mit den Faktoren, die diesen Zellfluss in Gang setzen und in Gang halten. Genauere Untersuchungen über die Regionalität der Mitosetätigkeit haben nämlich gezeigt (CAMPBELL, 1967*b*; TARDENT, persönliche Mitteilung), dass die sich proliferativ vermehrenden Zellen nicht auf die von BRIEN (1949) postulierte subtentakuläre Region beschränkt sind. Die mitotische Zellvermehrung im Ektoderm und Entoderm findet in gleichem Ausmass entlang des ganzen Rumpfes statt. Deshalb soll nicht mehr von einer regional begrenzten Bildungszone gesprochen werden. TARDENT und MORGENTHALER (1966) haben ausserdem gezeigt, dass im Ektoderm des Rumpfes von *Hydra* eine umfangreiche gegenläufige Wanderung von Zellen (I-Zellen, Nematozyten) stattfindet. Diese Verlagerungen beruhen, im Gegensatz zu der oben erwähnten disto-proximalen Gewebeverschiebung, auf individuellen Zellwanderungen in den Interzellularräumen, die von den Epithelmuskelzellen des Ektoderms gebildet werden. Nach TARDENT und MORGENTHALER (1966) erfolgen diese Wanderungen vorwiegend in proximo-distaler Richtung.

Damit ist das relativ einfache von BRIEN (1949) postulierte dynamische Modell mit zwei neuen Parametern belastet, die nach einer genaueren Abklärung verlangen.

Eine erste Aufgabe dieser Arbeit ist die Überprüfung des axialen Verteilungsmusters der Mitosen im Rumpfektoderm von *Hydra*. Dabei wurde die von CAMPBELL (1965) verwendete Methode der ^{3}H-Thymidin-Inkorporation übernommen, wobei allerdings die autoradiographische Untersuchung der markierten Polypen nicht erst 24 h nach erfolgter ^{3}H-Thymidin Injektion, sondern kurzfristig durchgeführt wurde. Damit sollte weitgehend verhindert werden, dass markierte Zellen noch vor der autoradiographischen Untersuchung wandern und dadurch das Bild des Mitose-Verteilungsmusters verfälschen. Wie TARDENT und MORGENTHALER (1966) nämlich gezeigt haben, können Nematozyten oder I-Zellen innerhalb von 6 Stunden die halbe Länge der Rumpfsäule durchwandern.

Die zweite Aufgabe der vorliegenden Arbeit besteht darin, das Ausmass und die Polarität dieser individuellen Zellwanderungen im Ektoderm von *Hydra* genauer zu analysieren, wobei zur Lösung dieser Aufgabe eine Kombination von radioaktiver Markierung und Transplantation verwendet wurde.

2. MATERIAL UND METHODE

Die der Art *Hydra attenuata* (Pall.) angehörenden Versuchstiere stammen aus dem männlichen Klon 4 der Institutszuchten (TARDENT, 1968). Sie wurden in Subkulturen (Standardschalen, Durchmesser 10 cm, Höhe 5,5 cm) bei 18° C einem 12 h Hell-Dunkel-Wechsel ausgesetzt und 3 mal wöchentlich mit lebendem Seeplankton (Copepoda, Cladocera) gefüttert. Das Zuchtwasser (LOOMIS, 1956) wurde täglich erneuert und die Polypen wurden in Abständen von 14 Tagen in neue Standardschalen umgesetzt. Nach erfolgter ^{3}H-Thymidin-Injektion respektive nach Transplantation wurden die Versuchstiere einzeln in Halbrundschalen (20 ml) gehalten. Die für die Versuche ausgewählten Tiere wurden jeweils 6 Tage vor Versuchsbeginn das letzte Mal gefüttert. Mit Ausnahme der Spenderpolypen wurde allen Tieren während der ganzen Versuchsperiode kein weiteres Futter verabreicht.

Das ^{3}H-Thymidin [1] wurde nach den Angaben von CAMPBELL (1965) durch die Mundöffnung in den Gastralraum frisch gefütterter Spenderpolypen injiziert. Diese Injektion muss unmittelbar nach einer Fütterung erfolgen, da nur so die injizierte Flüssigkeitsmenge nicht sofort wieder ausgestossen wird, sondern mit dem Futter zusammen ca 10 h im Gastralraum verweilt. Die von BAUMANN (1969) entwickelte Injektionsapparatur wurde so modifiziert, dass mit Hilfe einer von Hand betätigten Schraube 0,1 μl langsam injiziert werden konnte.

Zur Transplantation wurden die markierten Spender- und die unmarkierten Wirtspolypen 1 ($n = 2$), 3 ($n = 3 \times 4$), 5 ($n = 2$) und 7 ($n = 2$) Tage nach der Injektion der Spender unter dem Binokular mit einem Mikroskalpell in die gewünschten Axialfragmente (Abb. 3 und 6) zerlegt. Gleichzeitig wurden auch den Wirtspolypen die distalen Tentakelabschnitte entfernt, um eine Nachfrage nach Nematozyten zu erzeugen. Die genaue Anordnung der verschiedenen Axialfragmente wird bei den entsprechenden Experimenten beschrieben. Die Fragmente wurden in gewünschter Reihenfolge und Polaritätsanordnung auf einer feinen Glasnadel aufgereiht. Mit kleinen Gelatineplättchen, die zuletzt von beiden Seiten her auf die Glasnadel geschoben wurden, konnte ein Auseinanderweichen der Fragmente verhindert und eine rasche Verwachsung erzielt werden. Ca 1 Stunde nach erfolgter Transplantation war die Verwachsung der Fragmente soweit fortgeschritten, dass die Chimären von den Glasnadeln geschoben werden konnten. Die aus verschiedenen Axialfragmenten zusammengesetzten Tiere verhielten sich von diesem Zeitpunkt an ganz normal. Die ^{3}H-Thymidin-Inkorporation, respektive

[1] New England Nuclear Corp. Boston. 0,1 mM, spez. Aktivität 6,7 c/mM, Thymidin-methyl-^{3}H.

die in Chimären ablaufende Wanderung markierter Zellen wurde durch Fixation mit Carnoy unterbrochen.

Die autoradiographische Verarbeitung der Schnittpräparate erfolgte nach den Angaben von Rogers (1967). Die Querschnittserien (4 μ) wurden entparaffiniert, mit Alkohol entwässert, luftgetrocknet und anschliessend in photographische Emulsion (K2, Ilford, England) eingetaucht. Die Emulsion wurde im Verhältnis 1 : 1 mit Aqua dest. — Glycerin verdünnt. Die Präparate wurden bei Zimmertemperatur unter dem Luftstrom eines Ventilators getrocknet und dann während 10 Tagen bei 4° C exponiert. Sie wurden anschliessend mit DK 12 (Kodak) während 5 min bei 20° C entwickelt, mit Hämalaun gefärbt, nach dem Eintauchen in eine 2% Polyvinylalkohollösung (in 50% Äthylalkohol gelöst; Rogers, mündliche Mitteilung) an der Luft getrocknet und dann mit Malinol (Fluka AG) zugedeckt.

Die mikroskopische Auswertung der Autoradiogramme wurde mit einem Objektiv 50 (Fluotar, Wild) durchgeführt. Eine Zelle wurde dann als markiert angesprochen, wenn über ihrem Kern mindestens 10 Silbergranula gezählt werden konnten. Von einigen Ausnahmen abgesehen (z.B. 5 min — Tiere der Kurzzeitversuche, Abb. 1) war die Zahl der über den markierten Kernen auftretenden Silbergranula zwischen 50—200, bei einem Background von 0—3 Granula über der gleichen Fläche. Da wegen der geringen Reichweite der ^{3}H-Strahlung 4 μ dicke Schnitte hergestellt wurden, trat durchschnittlich jeder Zellkern auf 2 Schnitten auf. Um alle gewanderten Zellen im unmarkierten Wirt zu erfassen, wurde daher nur jeder 2. Querschnitt (d.h. 50% aller Schnitte) mikroskopisch untersucht. Bei der Auswertung der markierten Hydren (Kurzzeitversuche) und der markierten Spenderviertel wurde nur jeder 10. Schnitt (d.h. 10% aller Schnitte) ausgewertet. Diese Anzahl markierter Zellen wurde mit dem Faktor 5 multipliziert, um sie mit der Anzahl markierter Zellen der unmarkierten Wirte vergleichen zu können.

Wegen der geringen Schnittdicke war es oft schwer, die verschiedenen Zelltypen festzustellen. Im Ektoderm liessen sich die Epithelmuskelzellen (EMZ) auf Grund ihrer Grösse gut von allen andern Zelltypen unterscheiden. Die übrigen Zellen des Ektoderms wurden unter der Bezeichnung „Nicht-Epithelmuskelzellen" zusammengefasst. Es handelt sich dabei um interstitielle Zellen (I-Zellen), Nematoblasten und Nematozyten. Im Entoderm wurde nicht zwischen verschiedenen Zelltypen unterschieden.

Bei den Kurzzeitversuchen wurden die ausgewerteten Querschnitte zu insgesamt 10 Axialniveaus (Abb. 1, 1—10) zusammengefasst. Die Schnitte, welche Hypostom und Tentakelkranz umfassen, bilden eine Region (0) für sich. So konnten die markierten Hydren trotz ihrer unterschiedlichen Kontraktion im Moment der Fixation (300—700 Querschnitte) zusammengefasst und verglichen werden.

Bei den Chimären konnte das markierte Spenderstück mit 50—100 Querschnitten auf Grund der schwachen Plasmamarkierung relativ gut von den un-

markierten Wirtsteilen mit 200—400 Querschnitten unterschieden werden. Ein Problem stellte die unterschiedliche Grösse der verschiedenen Spenderviertel. Diese Grösse schwankt, bedingt durch den momentanen Kontraktionszustand des Spenders während der Vierteilung vor der Transplantation. Die Anzahl Schnitte (Länge in mm) konnte nicht als Grössenmass verwendet werden, da die 4 Hydren, die die Regionen I—IV eines Spenders enthielten, im Moment der Fixation zusätzlich noch unterschiedlich kontrahiert waren. Daher wurden in der mittleren Region jedes Spenderviertels alle Zellen in 2 Schnitten ausgezählt. Auf Grund der Anzahl Querschnitte pro Implantat konnte eine „Gesamtzahl" der Zellen berechnet werden. So wurde als Grösse eines Spenderviertels die Anzahl EMZ angenommen; diese Werte schwanken zwischen 300—1300 EMZ. Um die Anzahl der aus einem Viertel ausgewanderten Zellen zwischen den verschiedenen Spenderstücken vergleichen zu können, wurde die Anzahl markierter Zellen (mit Ausnahme der Abb. 6 und 9 und Tab. 3) immer auf eine einheitliche Spendergrösse von 1000 EMZ pro Viertel bezogen.

3. RESULTATE

3.1. Kurzfristige Inkorporation von ^{3}H-Thymidin

Campbell (1967*a*) hat für *Hydra littoralis* das räumliche Verteilungsmuster markierter Zellen 24 h nach der Injektion von ^{3}H-Thymidin beschrieben. Hier soll untersucht werden, ob dieses Verteilungsmuster der räumlichen Anordnung replizierender Kerne entspricht, oder ob diese durch rasche migratorische Verlagerung markierter Zellen (Tardent und Morgenthaler, 1966) in diesen 24 h bereits verfälscht werden konnte. Diese Untersuchungen über die kurzfristige Inkorporation von ^{3}H-Thymidin bilden auch die Grundlage für die später zu beschreibenden Versuche (Seite 657) über Ausmass und Polarität der Zellwanderung. Bei je 5 normalen Polypen wurde in deren Rumpfbereich die axiale Verteilung der markierten Zellen 5′, 30′, 120′, 480′ nach Injektion von ^{3}H-Thymidin untersucht.

In Abbildungen 1 und 2 sind die Resultate dieser Auszählung graphisch dargestellt (für Angaben über Auswertung der Autoradiogramme, siehe Seite 652). Sie zeigen, dass schon 5 min nach der Injektion im Hypostombereich und auch in den anderen Axialniveaus des Rumpfes markierte Kerne auftreten. Allgemein enthält das Ektoderm 5 min nach Injektion absolut (Abb. 1) und prozentual (Tab. 1) mehr markierte Zellen als das Entoderm. Eine Ausnahme bildet nur die Hypostomregion (0), in der die markierten Kerne im Entoderm zahlenmässig überwiegen. In den Tentakeln treten zu diesem Zeitpunkt noch keine markierten Zellkerne auf. Im Entoderm der Stielabschnitte (Niveaus 9 und 10) fehlen markierte Zellen ganz.

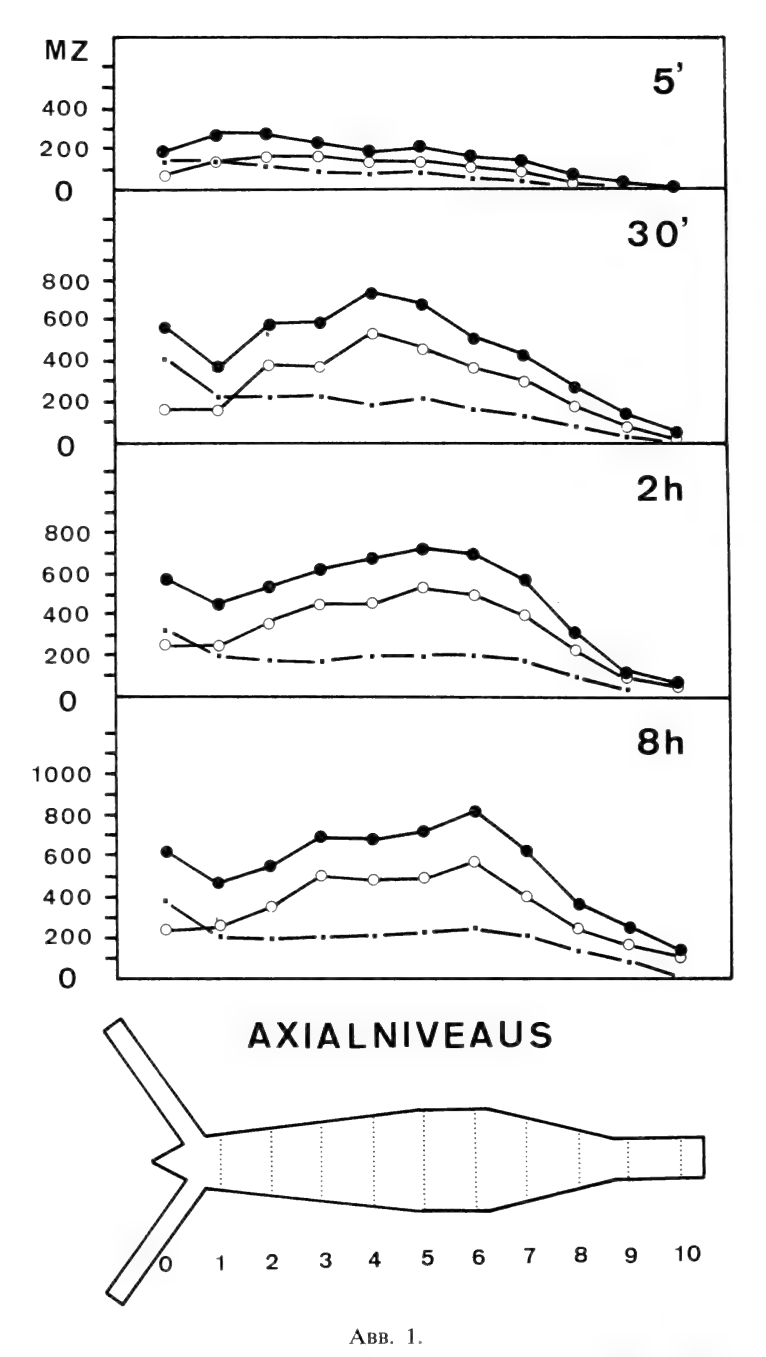


ABB. 1.

Die axiale Verteilung radioaktiv markierter Zellen, verschiedene Zeiten nach Beginn der ^{3}H-Thymidin Injektion.

MZ: Anzahl markierter Zellen pro Axialniveau
○——○ Markierte Zellen im Ektoderm
■——■ Markierte Zellen im Entoderm
●——● Total markierte Zellen

30 min nach Injektion hat sich das Verteilungsmuster der markierten Zellen (Abb. 1) deutlich verändert. Auffallend ist die starke Zunahme der markierten Zellen im Ektoderm des mittleren Rumpfbereiches (Niveau 3—8). Während in den hypostomnahen Regionen sich die Zahl der markierten Zellen gegenüber der vorhergegangenen Serie nicht wesentlich verändert hat. In der mittleren Rumpfregion (Niveau 5) haben prozentual (Tab. 1) mehr Zellen ^{3}H-Thymidin inkorporiert als in den distalen (Niveau 1) oder proximalen (Niveau 9) Regionen. In diesen Regionen zeichnet sich das Entoderm im Vergleich zum Ektoderm durch seinen relativ hohen Gehalt an markierten Kernen aus. Abbildung 2 gibt die Anzahl markierter Zellen wieder, wie sie gesamthaft nach der angegebenen Zeit in einer *Hydra* durchschnittlich auftreten. Die totale Zahl der markierten Zellen steigt besonders stark während der ersten 30 min nach der Injektion an.

Tabelle 1

Prozentualer Anteil der markierten Zellen im Ektoderm und Entoderm verschiedener Axialregionen von Hydra attenuata *(Pall.) nach verschiedenen Markierungsintervallen.*

Inkorporations-dauer (min)	Subhypostomale Region Niveau 1 (%)		Mittlere Region Niveau 5 (%)		Fuss-Region Niveau 9 (%)		Total (%)	
	Ekt.	Ent.	Ekt.	Ent.	Ekt.	Ent.	Ekt.	Ent.
0— 5′	4,6	4,0	3,0	1,9	0,6	0,0	2,8	2,0
0— 30′	10,5	19,6	13,1	17,6	4,9	6,5	9,5	14,6
0—120′	15,9	20,5	20,8	22,1	8,3	9,6	15,0	17,4
0—480′	14,5	18,7	22,1	22,1	19,9	19,5	16,2	19,4

Bei einer Verlängerung der Inkorporationszeit auf 2 respektive 8 h erfährt das axiale Verteilungsmuster der markierten Kerne sowohl in qualitativer, wie auch in quantitativer Hinsicht keine wesentliche Änderung mehr. Die Kurve des totalen Einbaus (Abb. 2) flacht sich in dieser Zeit merklich ab, d.h. es kommt zu einer Verlangsamung des ^{3}H-Thymidineinbaus.

Interessant ist, dass während der Untersuchungsperiode im Entoderm des Hypostoms (Abb. 1, Niveau 0) immer mehr Zellen markiert sind als im Ektoderm. In den Tentakeln treten keine markierten Zellen auf. Aus Abbildung 2 geht weiter hervor, dass das Verhältnis zwischen der Anzahl markierter Zellen im Ektoderm und im Entoderm während den 8 h konstant bleibt. Im Ektoderm stellen die Nicht-EMZ, d.h. die interstitiellen Zellen und die Nematoblasten, unter den markierten Elementen den Hauptanteil dar (Tab. 2).

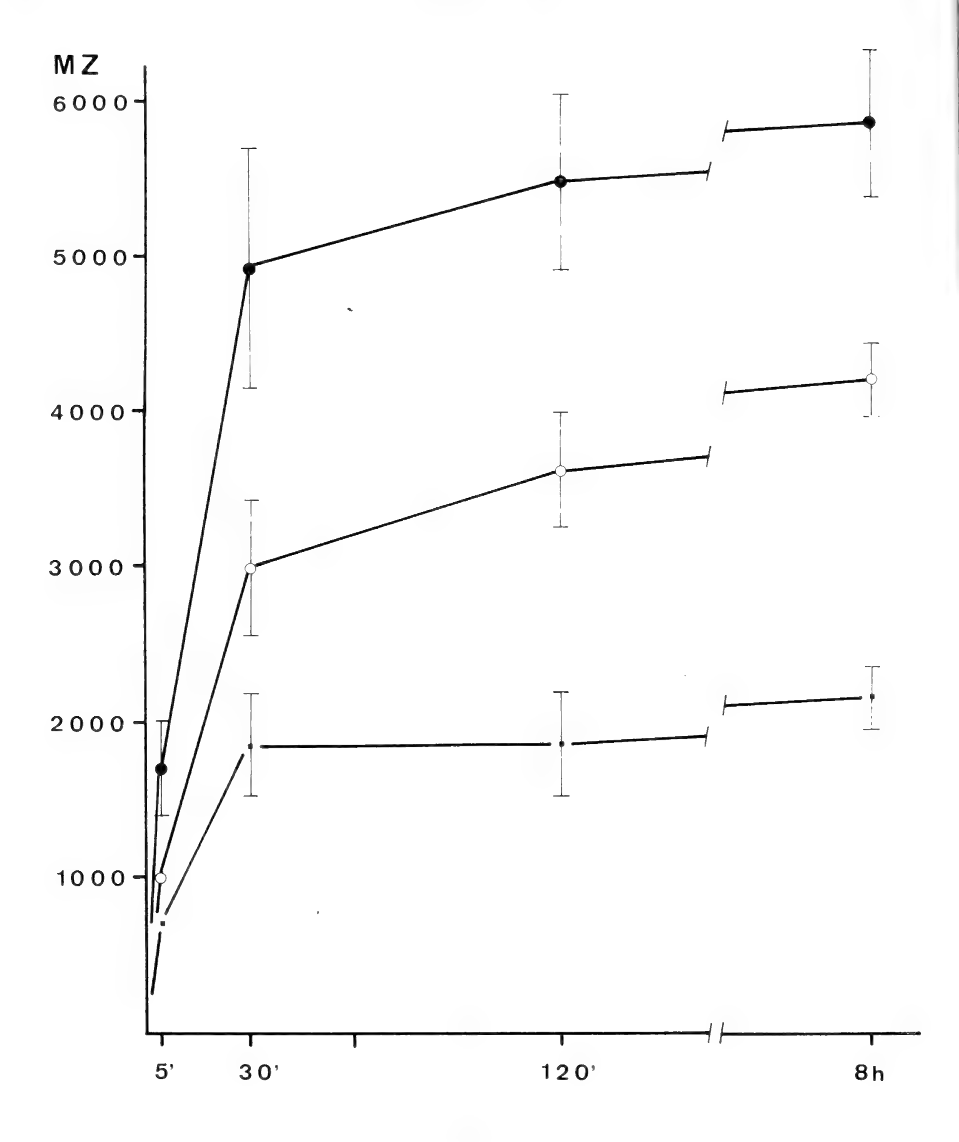


Abb. 2.

Gesamtzahl markierter Zellen pro Hydra, verschiedene Zeiten nach Beginn der ^{3}H-Thymidin Injektion [1]

MZ: Anzahl markierte Zellen
○——○ Markierte Zellen des Ektoderms
■——■ Markierte Zellen des Entoderms
●——● Total markierte Zellen

[1] Mit Standardabweichung des Mittelwertes

TABELLE 2

Prozentualer Anteil markierter EMZ und Nicht-EMZ des Ektoderms von Hydra attenuata *(Pall.) (100% = alle markierten Zellen des Ektoderms)*

Zelltyp	Inkorporationszeit			
	0—5 min	0—30 min	0—120 min	0—480 min
EMZ	5,8%	7,7%	9,8%	8,3%
Nicht-EMZ	94,2%	92,3%	90,2%	91,7%

3.2. POLARITÄT UND AUSMASS DER INDIVIDUELLEN WANDERUNG NICHT EPITHELIALER ZELLEN

3.2.1. *Versuchsanordnung*

Die in Abbildungen 3, 4 und 6 dargestellten Versuchsanordnungen wurden entwickelt, um die Polarität und das Ausmass der individuellen Zellwanderung zu untersuchen. Für die Transplantation (Abb. 3) wurden die Spender in 4 gleichlange Axialabschnitte (I—IV) zerlegt. Jeder dieser Abschnitte wurde zwischen die

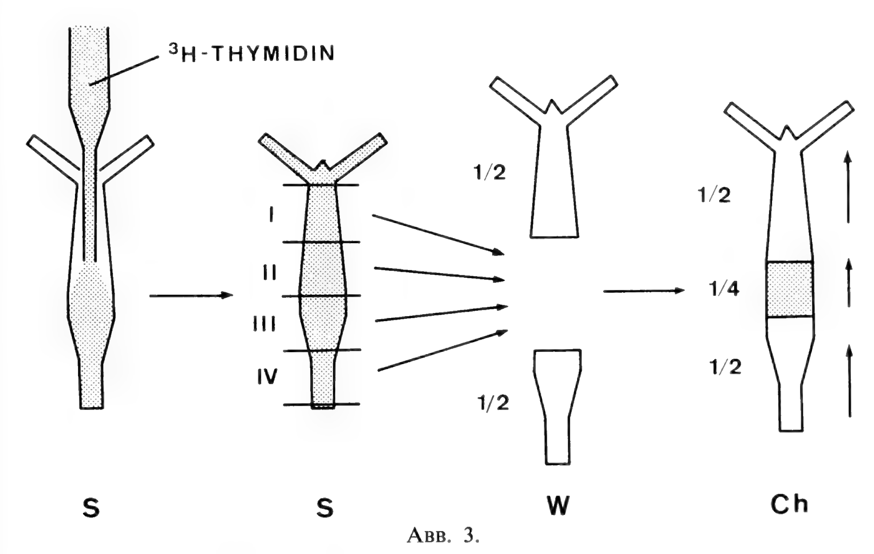


ABB. 3.

Transplantationsschema

S: Spender, unmittelbar nach Fütterung erfolgt ^{3}H-Thymidin Injektion.
W: unmarkierter Wirt
Ch: Chimäre, Pfeile geben die Axialpolarität an.
1/4, 1/2: Rumpflänge des Spenders, resp. des Wirtes
I—IV: Axialregionen des Spenders

distale und proximale Hälfte einer zuvor zweigeteilten Wirtshydra implantiert. Die abgeänderte Versuchsanordnung der Abbildung 6 wird später beschrieben. Die 4 resultierenden Chimären, bei denen die ursprünglichen Polaritätsverhältnisse beibehalten wurden, enthalten somit je ein markiertes Spenderstück aus den 4 verschiedenen Axialniveaus (I—IV) einer markierten Spenderhydra. Diese Chimären wurden 1 respektive 2 Tage (Abb. 4) nach der Transplantation autoradiographisch auf die axiale Verteilung radioaktiv markierter Zellen hin untersucht.

In diesen Versuchen (Abb. 3 und 4) traten folgende Variablen auf:

1. Die Zeitspanne zwischen der radioaktiven Markierung der Spenderpolypen und der Transplantation.
2. Der Zeitraum zwischen der letzten Fütterung der Wirtspolypen und der Transplantation.

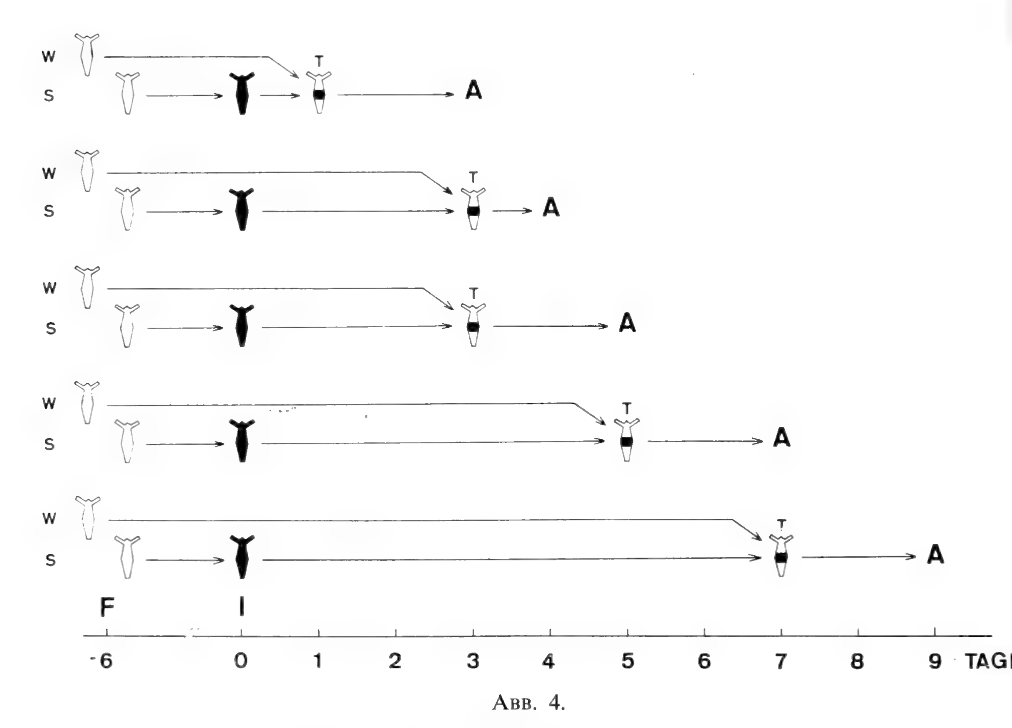


Abb. 4.

Zeitlicher Verlauf der Transplantationsexperimente.
A: Autoradiographische Untersuchung der Chimären
F: Letzte Fütterung aller Polypen vor Versuchsbeginn
I: Injektion von ^{3}H-Thymidin unmittelbar nach Fütterung der Spender
S: Spenderpolypen
T: Transplantation (Siehe Abb. 3)
Tage: Zeit nach der Injektion von ^{3}H-Thymidin in die Spenderpolypen.
(Für die Parabioseperiode vom 2.—3. Tag, 6.—7. Tag und 8.—9. Tag ist n = 2, für alle anderen Perioden ist n = 4.)

3. Der Zeitraum zwischen der Transplantation und der autoradiographischen Auswertung der Chimären (Parabiosedauer).
4. Die axiale Herkunft (I—IV) der implantierten Spenderstücke.

Da Punkt 1 und 4 in den Versuchsserien genau analysiert werden, müssen hier kurz die Variablen 2 und 3 erörtert werden. Die variablen Hungerperioden (F-T), denen die Wirtspolypen ausgesetzt waren, dürfen vernachlässigt werden. Wie später gezeigt werden soll (Seite 665), ist eine Beeinflussung der Wanderung durch den Wirt nach 7 Hungertagen als konstant zu betrachten.

Die Parabiosezeit wurde mit einer Ausnahme (1 Tag) auf 2 Tage konstant gehalten. Die Parabiosedauer wurde so kurz gewählt, um der Gefahr eines Verbrauchs markierter Zellen in den Tentakeln vorzubeugen. Ausserdem wirkt sich bei dieser kurzen Parabiosezeit die Gewebeverschiebung (Burnett, 1960*a*; Campbell, 1967*b*) kaum aus. Unsere Beobachtungen zeigen, dass die Verschiebung der Markierungsgrenzen zwischen Ektoderm und Entoderm innerhalb von 2 Tagen nicht mehr als 8—12 μ beträgt.

3.2.2. *Art der wandernden Zellen und Wanderungsraum*

Die autoradiographischen Untersuchungen lieferten bezüglich der Art der individuell wandernden Zellen folgende Resultate. Weder distal noch proximal vom markierten Implantat wurden je markierte ektodermale Epithelmuskelzellen oder Entodermzellen im unmarkierten Wirt angetroffen. Diese Zelltypen scheinen also nicht in der Lage zu sein, individuell zu wandern. Typische Wanderzellen sind, wie unsere Versuche gezeigt haben, die Nematozyten und etwas weniger häufig die I-Zellen. Da weder im Entoderm der unmarkierten Wirte noch im Gastralraum der Chimären markierte Zellen auftraten, kann die Möglichkeit passiver Ortsveränderung via Gastralraum im Rumpfbereich ausgeschlossen werden (vergleiche Burnett, 1960*b*).

3.2.3. *Die Polarität der individuellen Wanderung*

Um abzuklären, ob für individuell wandernde nicht epitheliale Zellen bezüglich der Körperlängsachse eine Vorzugsrichtung besteht, wurden diejenigen Chimären herausgegriffen, deren markiertes Mittelstück aus dem Axialniveau III der Spenderpolypen stammten. Die Abbildung 5 gibt die Ergebnisse dieser Untersuchung wieder, alle Zahlen sind auf eine Implantatsgrösse von 1000 EMZ bezogen (siehe Seite 653).

Werden die beiden nicht markierten Wirtshälften einen Tag nach der ^{3}H-Thymidinmarkierung des Spenders mit diesen in Parabiose versetzt, so wandert in den zwei folgenden Tagen nur eine sehr geringe Zahl markierter Zellen aus dem Implantat in den Wirt (vergleiche Abb. 5, 2.—3. Tag). Diese ausgewanderten Zellen verteilen sich mehr oder weniger gleichmässig auf die distalen und proxi-

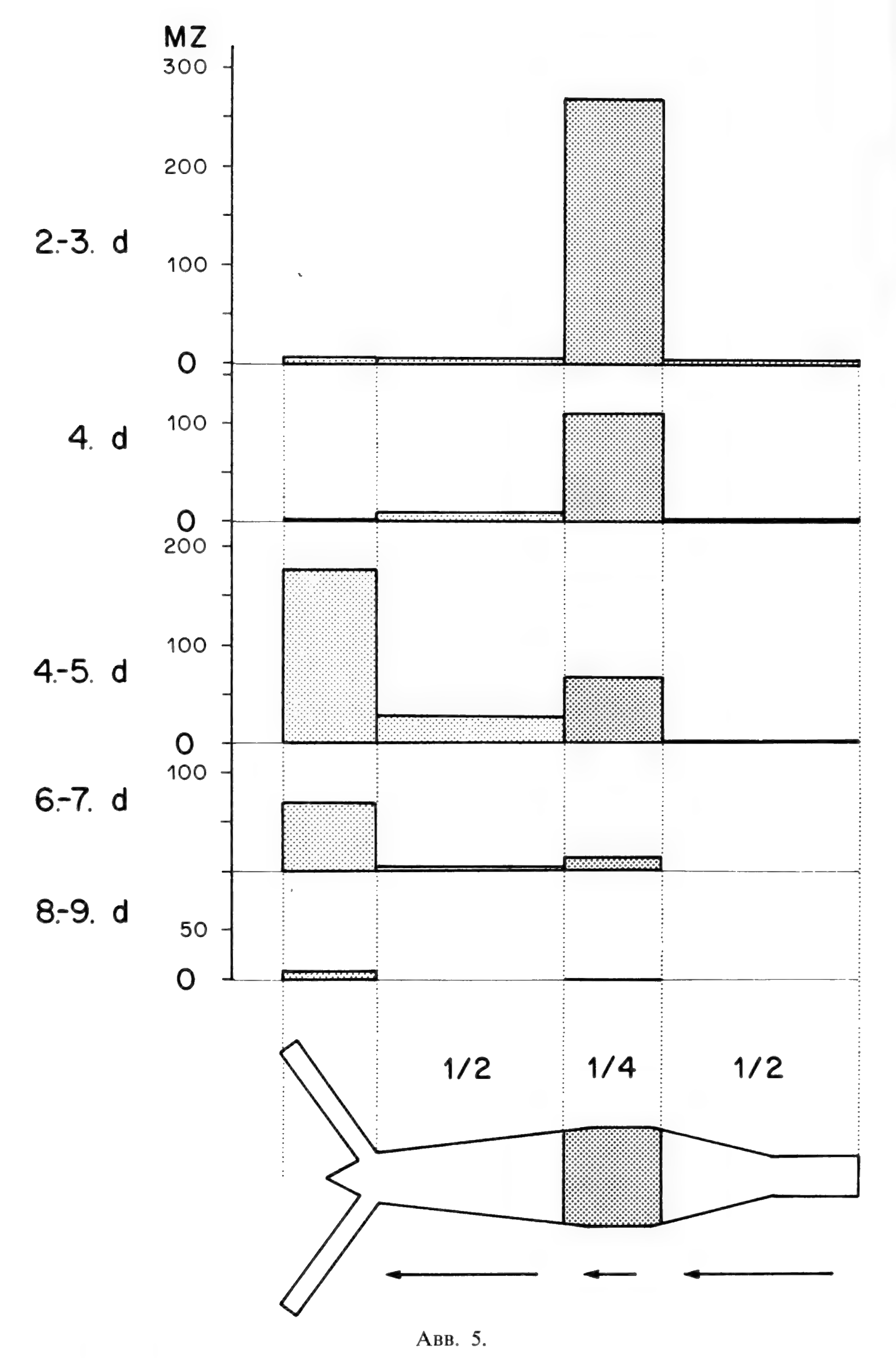


Abb. 5.

Die Vorzugsrichtung (Polarität) wandernder Zellen während den verschiedenen Parabioseperioden. (Die Verteilung der markierten Nicht-EMZ in den verschiedenen Regionen der Chimären, die das III Spenderviertel enthalten.)
MZ: Anzahl markierter Nicht-EMZ pro 1000 EMZ des Spenderviertels
Zeiten: Die Parabioseperioden werden in Tagen nach der Injektion von ^{3}H-Thymidin in die Spenderpolypen angegeben (Siehe Abb. 4)

malen Wirtshälften. Die Wanderungsrichtung ist in dieser Phase noch nicht polarisiert.

Dies ändert sich, wenn der markierte Spender 3 Tage auf die Transplantation wartet. Während den folgenden 2 Parabiosetagen zeichnet sich eine klare Vorzugsrichtung individuell wandernder Zellen ab (Abb. 5, 4.—5. Tag). 99% der aus dem Implantat ausgewanderten Zellen befinden sich nun in der distalen, nicht markierten Wirtshälfte. Die Serien, in denen die Zeitspanne zwischen Markierung und Parabiosebeginn noch mehr verlängert wurde (Abb. 5, 6.—7.und 8. —9. Tag), bestätigen diese Feststellung.

Zwei Serien (Abb. 5, 4. Tag und 4.—5. Tag) wurden gleichzeitig, 3 Tage nach der Injektion von ^{3}H-Thymidin, in Parabiose versetzt. Beim Vergleich der Ergebnisse wird klar, dass die Polarisierung der Wanderung erst während des 5. Tages erfolgt. Bei den Zellen, die vom 5. Tag an gehäuft im Hypostom und den Tentakeln anzutreffen sind, handelt es sich ausschliesslich um Nematozyten. Wie zu erwarten ist, nimmt gleichzeitig die Zahl der markierten Zellen im ursprünglich markierten Mittelstück der Chimäre progressiv ab.

Um feststellen zu können, ob unbekannte, ausserhalb des Spenderstückes wirkende Faktoren für diese Polarisierung der Wanderungsrichtung verantwortlich sind, oder ob diese „in situ" d.h. im Spenderstück selber festgelegt werden, wurde sowohl Grösse wie auch Polarität der zu einer Chimären vereinigten Spender- und Wirtstücke in der folgenden Weise modifiziert: In der neuen Versuchsserie (Abb. 6) entsprechen die ^{3}H-Thymidin markierten Implantate nicht mehr einem Viertel der Längsausdehnung des zerlegten Spenders, sondern stellen in einem Fall die distalen, im anderen die proximalen Rumpfhälften des Spenders ($n = 4$) dar. Diese Spenderhälften wurden 3 Tage nach der Injektion von ^{3}H-Thymidin zwischen zwei distale Hälften nicht markierter Wirtspolypen implantiert, wobei eine Wirtshälfte mit entgegengesetzter, die andere mit gleichsinniger Axialpolarität mit der Spenderhälfte zur Verwachsung gebracht wurde. Hypostom und Tentakel der Wirtshälfte, die mit dem Spender gleichsinnige Polarität aufwiesen, wurden unmittelbar vor der Transplantation amputiert, sodass die entstandenen Chimären nach der Operation die Gestalt normaler Polypen hatten. Diese Chimären wurden 2 Tage nach der Transplantation, d.h. 5 Tage nach der Markierung des Spenders in der gewohnten Weise auf die Verteilung markierter Kerne hin untersucht.

In Abbildung 6 sind neben der experimentellen Anordnung die Resultate dieser Serie wiedergegeben. Aus dem markierten Implantat, das die distale Spenderhälfte (Axialregion I und II, Abb. 6*a*) umfasst, wandern markierte Zellen in beiden Richtungen bezüglich der Axialpolarität des Implantates aus. Eine besonders grosse Zahl von markierten Wanderzellen häufen sich im Bereich des Hypostoms und der Tentakel derjenigen Wirtshälfte an, die mit dem Spenderstück entgegengesetzte Polarität aufweist. Im Rumpfbereich der Wirte dagegen verteilen sich die

ausgewanderten Zellen gleichmässig auf die dekapitierte und die intakte Hälfte. Das gleiche gilt auch für die Chimären (Abb. 6*b*), die als markiertes Implantat die proximale Hälfte (Axialniveau III und IV) der Spender enthalten.

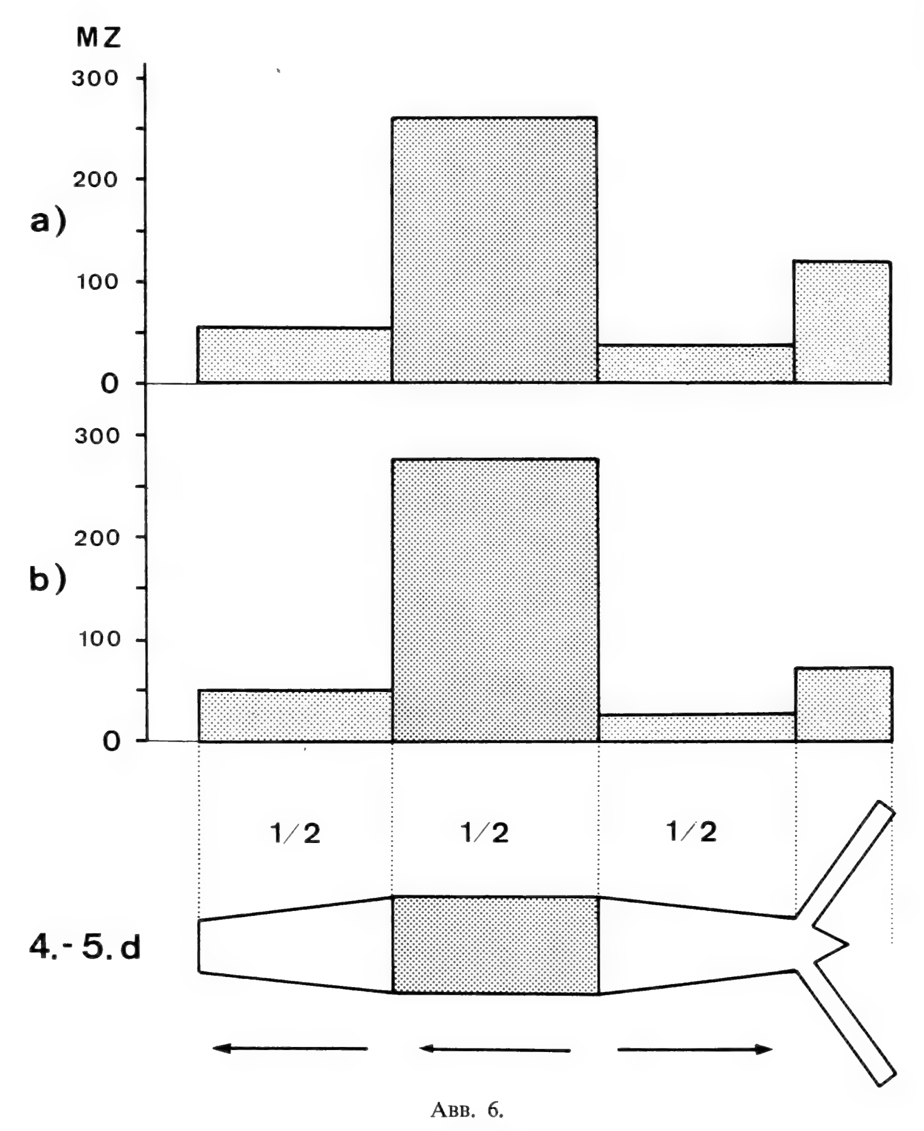


ABB. 6.

Die Verteilung markierter Nicht-EMZ nach veränderten Polaritätsverhältnissen (Durch Pfeile angegeben) für die Parabioseperiode vom 4.—5. Tag nach der Markierung der Spender.
a.: Chimären mit der distalen Spenderhälfte
b.: Chimären mit der proximalen Spenderhälfte
MZ: Anzahl markierter Nicht-EMZ

Diese Befunde zeigen, dass die Wanderungsrichtung offenbar nicht schon im Spenderstück festgelegt wird, sondern, dass die Polarität des anstossenden Wirtsteils, mit oder ohne Hypostom respektive Tentakelkranz, die Polarität der Wanderungsrichtung in entscheidendem Mass bestimmt. In unipolar zusammengefügten Chimären (Abb. 5) ist die Vorzugsrichtung deutlich distal; werden die Wanderzellen des Implantates aber durch entgegengesetzte Polarität der Wirtsteile einer Konfliktsituation ausgesetzt (Abb. 6), so gibt es keine Vorzugsrichtung mehr.

3.2.4. *Die Verteilung der wanderungsfähigen Zellen auf die verschiedenen Axialniveaus*

Durch Verwendung von markierten Pfropfstücken aus verschiedenen Axialniveaus des Spenders wurde untersucht, ob Zellen aus verschiedenen Körperregionen unterschiedliche Wanderungseigenschaften besitzen. Abbildung 7 gibt die Verteilung markierter Zellen nach einer 2-tägigen Parabiose wieder, wobei verschiedene Spenderregionen (I—IV) als Implantat verwendet wurden. Die Transplantation erfolgte 3 Tage nach der Markierung der Spender.

Aus dieser Darstellung ist ersichtlich, dass die Zellwanderung in Chimären, deren Implantat aus der Axialregion I, II und III des Spenders stammt, identisch ist. Aus dem basalen Spenderviertel IV jedoch wanderte nur eine verhältnismässig kleine Zahl von Zellen in die unmarkierten Wirtsteile aus, obschon das Spenderstück selber relativ gut markiert war. Der Unterschied zwischen den Chimären mit Spenderstücken aus den Körperregionen I—III und denjenigen mit Spendervierteln aus der Basalregion IV trat in gleichem Mass auch dann auf, wenn das Intervall zwischen ^{3}H-Thymidininjektion und Beginn der Parabiose verlängert wurde.

Die Befunde zeigen, dass basale Körperabschnitte (IV) d.h. der Stielteil der Hydra in ihrem Ektoderm weniger wanderungsfähige Zellen aufweisen als die mittleren und distalen Rumpfbereiche (I—III).

3.2.5. *Zeitlicher Verlauf der Wanderung in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Markierung*

Da von den wandernden Zellen des Ektoderms nur diejenigen erfasst werden können, deren Kerne vor der Transplantation ^{3}H-Thymidin inkorporiert hatten, stellt sich die Frage nach der Abhängigkeit der Wanderungsintensität von der zwischen Markierung und Transplantation eingeschalteten Zeitspanne. Diese wurde, wie Abbildung 4 zeigt, variiert, während die Dauer der Parabiose, d.h. das Intervall zwischen Transplantation und autoradiographischer Auswertung mit einer Ausnahme (4. Tag) stets 2 Tage betrug. Abbildung 8 gibt für die verschiedenen Zeitspannen zwischen Markierung und Transplantation die Gesamtzahl der aus den markierten Spenderstücken innert 2, respektive 1 Tag in die nicht markierten Wirtshälften ausgewanderten Zellen an. Die Zahlen sind, um die verschiedenen Viertel untereinander vergleichen zu können, auf eine einheitliche Spenderviertel-

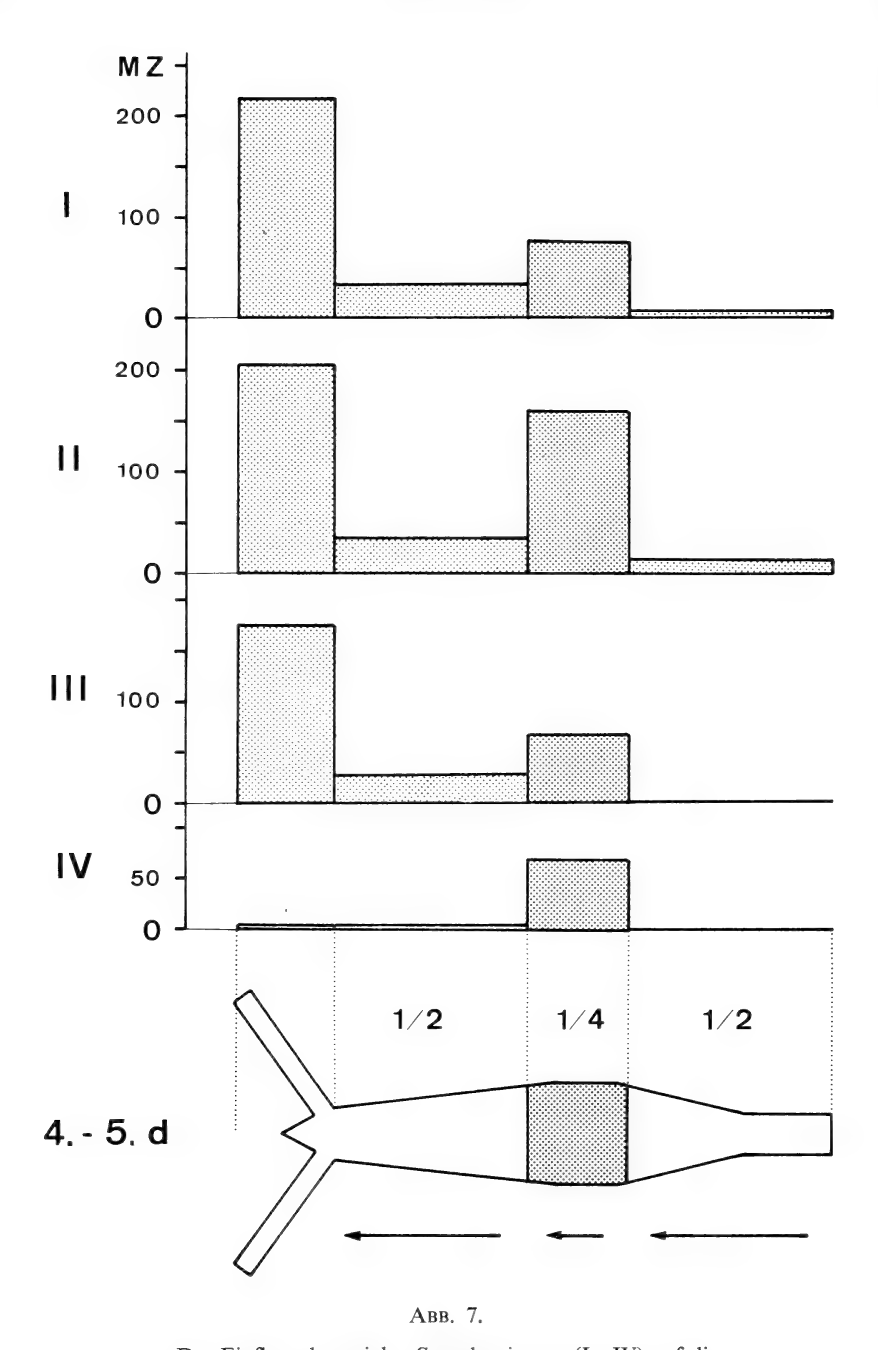


ABB. 7.

Der Einfluss des axialen Spenderniveaus (I—IV) auf die Verteilung der markierten Zellen in den Chimären. (Parabioseperiode 4.—5. Tag nach der Markierung der Spender.) MZ: Anzahl markierter Nicht-EMZ bezogen auf 1000 EMZ pro Spenderviertel.

grösse von 1000 EMZ bezogen. In Abbildung 5 wurde für das Axialniveau III bereits die Zahl ausgewanderter Zellen nach verschiedenen Zeitspannen zwischen Injektion und Transplantation bestimmt. Abbildung 7 zeigt die Verteilung wandernder Zellen für die Parabioseperiode vom 4.—5. Tag für alle Spenderviertel (I—IV).

Bei Chimären, die bis zum 4. Tag nach der ^{3}H-Thymidinmarkierung der Spender autoradiographisch untersucht wurden, wandern relativ wenig markierte Zellen in die nicht markierten Wirtshälften aus (Abb. 8, 2.—3. und 4. Tag). Auch

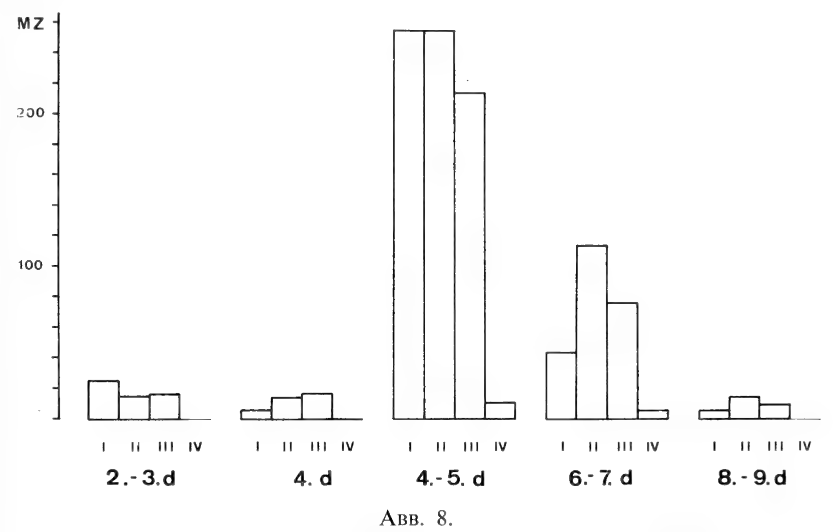


Abb. 8.

Die Anzahl markierter Nicht-EMZ, die während den verschiedenen Parabioseperioden aus den verschiedenen Axialregionen (I—IV) der Spender auswandern.
MZ: Anzahl markierter Nicht-EMZ bezogen auf 1000 EMZ pro Spenderviertel.
Zeiten: Siehe Abbildungen 4 und 5

hier verhalten sich die Spenderstücke I—III sehr ähnlich, während aus dem proximalen Spenderviertel (IV) noch keine Wanderung beobachtet werden konnte. Die höchste Zahl ausgewanderter Zellen konnte, wie Abbildung 8 (4.—5. Tag) zeigt, dann registriert werden, wenn die Zeitspanne zwischen Markierung des Spenders und Auswertung der Chimären (nach einer 2-tägigen Parabiose) 5 Tage dauerte. In diesem Fall verlassen Wanderzellen auch das basale Spenderviertel IV. Bei Verlängerung des erwähnten Intervalls (6.—7., respektive 8.—9. Tag) nimmt die Zahl der aus den Spendern ausgewanderten markierten Zellen wieder ab, obschon eine konstante Parabiosedauer von 2 Tagen eingehalten wurde. Während des 4. und 5. Tages verlassen das I. und II. Viertel gleichviele markierte Zellen pro 1000 Spender-EMZ, während am 6.—7. Tag aus dem I. Viertel mehr als die Hälfte weniger markierte Zellen auswandern als aus dem II. Viertel.

Abbildung 9 zeigt die regionale Verteilung markierter Zellen in den Chimären, die in verschiedenen Zeitabständen nach Markierung der Spender hergestellt worden waren. In dieser Darstellung wurden die Resultate der 4 Einzelindividuen (I—IV) zusammengefasst. Sie zeigt wiederum deutlich, dass die ausgewanderten Zellen das Spenderstück vorzugsweise in distaler Richtung verlassen (Abb. 9, D½ und Hy) während eine nur geringe Zahl markierter Zellen in die proximale

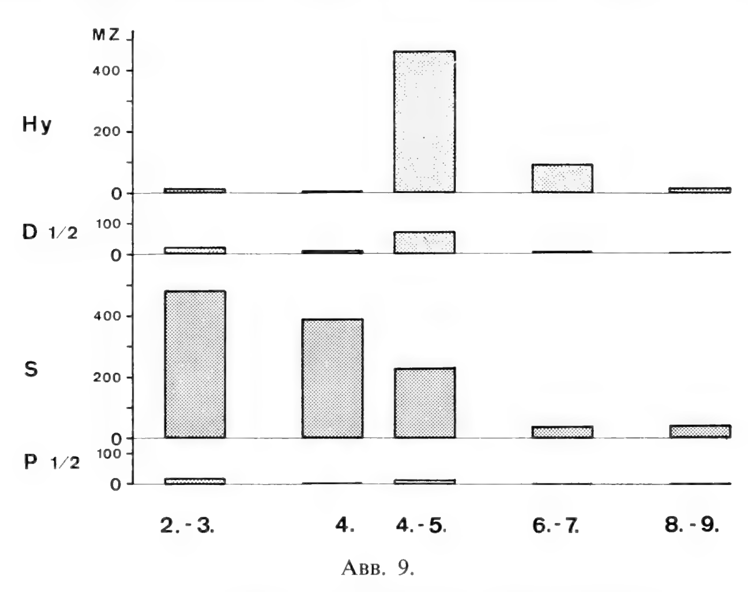


ABB. 9.

Das absolute Ausmass der individuellen Wanderung markierter Nicht-EMZ während den verschiedenen Parabioseperioden.

D 1/2: Distale Hälfte der Wirte
Hy: Hypostom der Wirte
MZ: Anzahl markierter Nicht-EMZ, ermittelt durch die Addition der entsprechenden Werte aus den 4 Chimären, die das Gewebe (I—IV) einer Spenderhydra enthalten.
P 1/2: Proximale Hälfte der Wirte
S: Spenderpolypen
Zeiten: Siehe Abbildungen 4 und 5

Wirtshälfte (Abb. 9, P½) übergetreten sind. Während des 4. und 5. Tages erscheint der Hauptanteil der ausgewanderten Zellen im Hypostom und Tentakelbereich. Bei Vergrösserung des Intervalls (5.—7., respektive 7.—9. Tag) nimmt die Zahl der markierten Wanderzellen wieder ab.

In der Tabelle 3 sind die absoluten Zellzahlen für jede einzelne Spenderhydra angegeben. Die Anzahl EMZ verändert sich während den verschiedenen Markierungszeiten (Anzahl Tage nach der Injektion von ^{3}H-Thymidin) nur wenig. Die Anzahl Nicht-EMZ ist bis zum 4. Tag noch im Zunehmen begriffen. Nach dem 5. Tag sinkt diese Zahl sehr stark ab. Auch die Zellen des Entoderms sind ähnlichen Änderungen unterworfen.

TABELLE 3

Absolute Zellzahlen am Ende der entsprechenden Parabioseperiode in den Spendern und den Wirten

Para-biose-Periode [1]	Spender						Wirt
	EMZ	mark.	Nicht-EMZ	mark.	Ent.	mark.	Nicht-EMZ mark.
2.—3. d	2322	30	7143	330	4819	894	38
	2689	40	8203	620	5873	348	47
4. d	3691	65	10636	327	16555	1713	19
	1402	5	4942	365	8829	1041	23
	2719	75	11056	490	16083	1733	19
	4438	30	11019	360	13574	975	10
4.—5. d	1876	90	4751	210	4493	479	364
	2784	48	9144	336	7607	818	720
	3125	33	4868	104	6692	713	553
	3903	96	5750	262	9058	1364	537
6.—7. d	2615	6	3857	42	5242	601	80
	1098	10	2408	30	2408	145	110
8.—9. d	2249	40	2625	60	3970	604	18
	1780	0	2191	25	3335	218	22

[1] Siehe Abbildungen 4 und 5

4. DISKUSSION

4.1. KURZFRISTIGE INKORPORATION VON ^{3}H-THYMIDIN

Der kurzzeitige Einbau von ^{3}H-Thymidin ist geeignet, diejenigen Zellen zu erfassen, die kurz vor einer Mitose stehen. Durch die Wahl der Zeitabstände, nach denen die Tiere autoradiographisch untersucht wurden, konnte die rasch ablaufende individuelle Wanderung (TARDENT und MORGENTHALER, 1966) dieser Zellen während der Versuchsdauer von 8 h ausgeschlossen werden.

Schon nach einer Inkorporationszeit von 5 min treten längs des ganzen Hydrenrumpfes (Abb. 1) markierte Zellen auf. Da das radioaktive Nukleosid über die Gastralhöhle an die Zellen herangebracht wurde (siehe Seite 651), war die Verteilung der markierten Zellen auf die beiden Gewebeschichten unerwartet (Abb. 1, 5 min; Tab. 1). Damit während der ersten 5 min prozentual mehr Ektodermzellen markiert sein können, muss das ^{3}H-Thymidin nach der Injektion rasch

von den Entodermzellen aufgenommen und auf beide Gewebeschichten verteilt worden sein. Möglicherweise sind plasmatische Querverbindungen durch die Mesoglöa hindurch, die das elektronenoptische Bild zeigt (TARDENT, mündliche Mitteilung), für diesen Transport verantwortlich. Dieser rasche Einbau radioaktiver Bausteine in die DNS steht in Übereinstimmung mit den Resultaten für andere Zellsysteme (Übersicht siehe CLEAVER, 1967).

Wenn die Inkorporation 30 min nach der Injektion unterbrochen wird, entspricht das Verteilungsmuster den Angaben, die CAMPBELL (1967*a*) für eine Inkorporationsdauer von 24 h gemacht hat, mit Ausnahme der Hypostomregion, wo nach 30 min mehr Entodermzellen markiert sind, als Ektodermzellen (Abb. 1, Niveau 0). Bei dieser Längsverteilung der markierten Zellen muss allerdings berücksichtigt werden, dass die Einteilung in axiale Abschnitte (1—10) auf Grund der Anzahl Schnitte erfolgt ist. Da während der ersten 30 min bis 1 h eine subhypostomale Konstriktion auftritt, kann dieser Kontraktionszustand während der Fixation die Resultate (mit Ausnahme der Ergebnisse der Tab. 1) beeinflussen.

Da während der ganzen Versuchsdauer von 8 h der Gastralraum mit Futterorganismen angefüllt ist (die Ausstossung erfolgt erst 10 h nach der Fütterung) wird unmarkiertes Thymidin aus dem Futter freigesetzt. Das kann dazu beitragen, dass sich die Kurve (Abb. 2) nach 30 min abflacht, während der starke Anstieg unmittelbar nach der Injektion darauf zurückzuführen ist, dass nur injiziertes ^{3}H-Thymidin zur Verfügung steht.

Dieses Verhalten der Zellen weist darauf hin, dass zwischen der Mitosetätigkeit und der Fütterung ein Zusammenhang besteht. In diesem Sinn können auch die Resultate von CAMPBELL (1967*a*) gedeutet werden, wo er für steady-state Tiere eine Kopplung zwischen Fütterung und Mitose zeigen kann. Dass die ^{3}H-Thymidingabe allein keinen Einfluss auf den Beginn der DNS-Replikation hat, stellten BURNETT (1962) und KOLENKINE (1963) bereits fest. Ihre Ergebnisse lassen sich so interpretieren, dass bei hungernden Hydren nur sehr wenige Zellen in der S-Phase des Mitosezyklus sind.

Aus diesen Angaben darf geschlossen werden, dass der Futtergabe für die Auslösung der Zellteilung eine wichtige Bedeutung zukommt. Ob die Futtergabe nur die Realisation von Mitosen ermöglicht, die über andere Mechanismen induziert werden, oder ob das Futter selber Faktoren enthält, die in den Mitoseverlauf eingreifen können, bleibt späteren Untersuchungen vorbehalten. Wie in Abbildung 1 gezeigt wurde, tritt während der 8 h Versuchsdauer keine Verschiebung markierter Zellen auf; dieses Ergebnis wird gestützt durch den Befund (Abb. 9), dass die individuelle Wanderung markierter Zellen erst 4 Tage nach der Injektion von ^{3}H-Thymidin möglich ist. Die Verteilung der Mitosen längs einer Hydra ist für steady-state Tiere (CAMPBELL, 1967*a*) die gleiche wie für Hungertiere (Abb. 1).

4.2. Die Wanderung individueller Zellen

Brien (1949) und Burnett (1960*a*) haben in der Gewebeverschiebung Erneuerungsprozesse aufgezeigt, die dafür verantwortlich sind, dass die an den Körperenden auftretenden Zellverluste kompensiert werden. Campbell (1967*b*) hat die Mechanismen dieser Gewebeverschiebung, die auf einem Zellnachschub längs der ganzen *Hydra* beruhen, richtiggestellt. Neben dieser Verschiebung ganzer Gewebe wurde schon früher (Hadzi, 1909) die individuelle Wanderung von Nesselzellen postuliert. Diese individuelle Wanderung wurde angenommen, da die Tentakel nach der Futteraufnahme und dem damit verbundenen Verlust von Nesselzellen ihre Funktionstüchtigkeit wieder erlangen. Da gut gefütterte Hydren oft Nesselzellen im Gastralraum aufweisen, wurde als Wanderungsweg immer der Gastralraum angegeben (Burnett, 1960*b*). Durch direkte Beobachtung am lebenden Tier (Tardent und Eymann, 1959) und die Befunde (Seite 659), dass nie markierte Zellen im Entoderm des Wirtes oder im Gastralraum der Chimären angetroffen wurden, steht fest, dass Zellen, die in den Tentakeln zum Einsatz kommen, nur über die interstitiellen Räume des Rumpf-Ektoderms in die Tentakelbasis wandern. Dort werden diese Nesselzellen in die Ektodermzellen „aufgenommen" und wandern, wie Campbell (1967*c*) gezeigt hat, mit der normalen Gewebeverschiebung distal, wo sie bei steady-state Tieren nach ca 4 Tagen die Tentakelspitze erreichen und abgestossen werden. Damit im Zusammenhang steht auch die Beobachtung (Vögeli, unveröffentlicht), dass das Entfernen distaler Tentakelteile der Wirtspolypen (Seite 651) keinen Einfluss auf das Wanderungsverhalten individueller Spenderzellen hat.

Im Gegensatz zu den Untersuchungen, die schon über die individuelle Zellwanderung durchgeführt wurden (Tardent und Morgenthaler, 1966; Campbell, 1967*c*), implantierten wir alle axialen Niveaus eines Spenders in die gleiche mittlere Wirtsregion (Abb. 3). Die Experimente wurden zeitlich so angelegt (Abb. 4), dass man an der Anzahl markierter Zellen, die im Wirt angetroffen wurden, ablesen konnte, wieviele Zellen innert der gegebenen Zeitspanne in einem Spenderviertel wanderungsfähig wurden. Es ist nicht anzunehmen, dass durch weiterlaufen des Einbaus von ^{3}H-Thymidin nach der Transplantation eine Wanderung vorgetäuscht wird, denn das noch im Gastralraum vorhandene ^{3}H-Thymidin wird mit den unverdaulichen Futterresten ca 10 h nach der Fütterung ausgestossen.

Dass während den ersten 4 Tagen nach der Injektion von ^{3}H-Thymidin nur wenige markierte Zellen im Wirt anzutreffen sind, beruht darauf, dass für die Differenzierung der Nesselzellen und das Erreichen der Wanderungsfähigkeit 4 Tage (bei 18° C) verstreichen; diese Zeitspanne wird auch von Rich und Tardent (1969) für die Differenzierung von Nesselzellen angenommen. Bei den vor dem 5. Tag wandernden Zellen handelt es sich vorwiegend um Zellen, die un-

polarisiert im Wirt umherirren. Während des 5. Tages nach der Injektion tritt eine massive polarisierte Wanderung von markierten Nesselzellen auf. Diese Aussagen gelten nur für die markierten Zellen, die während den ersten Stunden (Abb. 2) nach Injektion ^{3}H-Thymidin eingebaut haben. Dieser Einbau muss bei vielen Zellen im gleichen Differenzierungsstadium erfolgt sein. Möglicherweise ist das gewählte Standardisierungsverfahren für eine Synchronisation der Zelldifferenzierung verantwortlich.

Während am Ende aller Parabioseperioden im Entoderm eine Markierung von ca 10% der Zellen anzutreffen ist (Tab. 3), zeigt das Ektoderm am Ende des 4. Tages eine Markierung von ca 6%. Der Abfall derM arkierung von 20% bei den Kurzzeitversuchen (Tab. 1), auf 6—10% bei den Wanderungsversuchen weist auf einen Aktivitätsverlust des ^{3}H-Thymidins hin. Neben diesen markierten Zellen wandert eine gewisse Anzahl unmarkierter Zellen, die aus dem Futter nicht radioaktives Thymidin erhalten haben. Ob sich diese Zellen gleich verhalten, wie die markierten, lässt sich nicht feststellen. Nimmt man aber an, dass der Zellverlust der Spender, der zwischen dem 5. und dem 7. Tag 2995 Nicht-EMZ beträgt (Tab. 3) auf Zellwanderung beruht (die Anzahl der EMZ bleibt annähernd konstant), so darf man annehmen, dass pro markierte Zelle 30 unmarkierte Nicht-EMZ wandern, zwischen dem 7. und dem 9. Tag ergeben sich 36 unmarkierte Nicht-EMZ pro markierte wandernde Zelle. Nach dieser groben Schätzung sind während des 5. Tages 10 000 bis 20 000 Zellen auf der Wanderung. Dass sich die Anzahl wanderungsfähiger Nematozyten im Rumpfektoderm in dieser Grössenordnung bewegt, zeigen Zellzählungen der verschiedenen Zelltypen (Tab. 3; siehe auch SANYAL, 1962).

Bei einer so massiven Zellwanderung, die innert der kurzen Zeit in den interstitiellen Räumen des Ektoderms ablaufen muss, werden sich die wandernden Zellen gegenseitig beeinflussen. Wichtig ist dabei, dass in den unmarkierten Wirtshydren nach 7 Hungertagen diese Wanderung bereits abgelaufen ist, und in den folgenden Tagen (Abb. 9, 8.—9. Tag) nur noch wenige Zellen im Rumpfektoderm der Wirte wanderungsfähig werden. Der hungernde Wirt kann also die Anzahl der wandernden Spenderzellen nicht mehr beeinflussen. Welchen Einfluss frisch gefütterte Wirte auf die Wanderung markierter Spenderzellen nehmen, müsste durch ergänzende Untersuchungen ermittelt werden.

Anders verhält es sich mit der individuellen Zellwanderung während der Zeit, da die Spender auf die Transplantation warten. Bei dieser in situ Wanderung markierter Zellen in das eigene Spenderhypostom und Tentakel werden die Zellen proximaler Viertel (II und III) zurückgestaut (Abb. 8, 6.—7. Tag). Möglicherweise lässt sich die Wanderungspolarität mit der gegenseitigen Beeinflussung der Zellen während der Wanderung erklären. Bei normalen Polaritätsverhältnissen (Abb. 5) werden die wandernden Nesselzellen in den Tentakeln akkumuliert; damit werden sie aus den darunterliegenden interstitiellen Räumen des Wirtes entfernt, und ein

weiteres Nachwandern von Zellen aus dem Spenderstück ist möglich. Nach veränderten Polaritätsverhältnissen (Abb. 6) wird das amputierte Wirtsstück rasch mit Nesselzellen überfüllt, während das Wirtsstück mit einer Tentakelregion mehr Zellen akkumuliert, obwohl die Zellen in der Spenderhälfte (I und II oder III und IV) zuerst in der entgegengesetzten Richtung wandern müssen.

Auf Grund der vorliegenden Ergebnisse müssen wir annehmen, dass die axiale Polarität des Gewebes, in der die Wanderung stattfindet, keinen Einfluss auf die Wanderungsrichtung hat. Es dürfte viel mehr so sein, dass die Platzverhältnisse in den interstitiellen Räumen den Zellen eine Wanderungsrichtung aufzwingen. Die Wanderungsrichtung ist gegen ein Hypostom hin polarisiert, weil in den Tentakeln die Nesselzellen aus den weiter proximal liegenden Wanderungsräumen des Ektoderms entfernt werden, was ein Nachströmen der Zellen ermöglicht. Ob und wie stark andere Faktoren (siehe z.B. BURNETT, 1966) die Wanderungsrichtung beeinflussen können, kann mit den vorliegenden Ergebnissen nicht beantwortet werden.

Während der ganzen Untersuchung wurden die Chimären von über 150 Spenderhydren autoradiographisch untersucht. Es wurde dabei nie ein Resultat gefunden, das mit der hier gegebenen Auswahl von Chimären im Widerspruch steht.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Es wird der Einbau von ^{3}H-Thymidin in die Zellkerne von *Hydra attenuata* (Pall.) während kurzen Zeitintervallen untersucht.
2. Nach einer 6 tägigen Hungerperiode wird unmittelbar nach der Fütterung ^{3}H-Thymidin in den Gastralraum injiziert. Ausgelöst oder ermöglicht durch die Futtergabe beginnen viele Zellen zum gleichen Zeitpunkt mit der Replikation ihrer Erbsubstanz.
3. Da schon 5 min nach der Injektion markierte Zellen längs des ganzen Rumpfes auftreten, kann eine Verfälschung der axialen Mitoseverteilung durch individuelle Wanderung markierter Zellen ausgeschlossen werden.
4. Die Methode der radioaktiven Markierung wird mit derjenigen der Transplantation kombiniert um als Differenzierungsleistung der Nicht-EMZ (Nematocyten, I-Zellen, eventuell Nervenzellen) die individuelle Wanderungsfähigkeit zu untersuchen.
5. Nach der Markierung der Spenderpolypen vergehen 4 Tage, bis die Differenzierung der markierten Nicht-EMZ soweit abgeschlossen ist, dass sie wanderungsfähig werden. Während des 5. Tages wandern 70—80% aller markierten Nicht-EMZ aus dem Implantat in die verschiedenen Wirtsregionen, vorzugsweise das Hypostom und die Tentakel, ein.

6. Da weder im Entoderm der Wirtspolypen noch in den Gastralhöhlen der Chimären markierte Zellen angetroffen wurden, muss die individuelle Wanderung von Nicht-EMZ in den interstitiellen Räumen des Rumpfektoderms ablaufen.
7. Weisen Wirtshälften und Implantate die gleiche Axialpolarität auf, so erfolgt die individuelle Wanderung markierter Nicht-EMZ in proximo-distaler Richtung, d.h. die Zellen bewegen sich dem disto-proximalen Gewebefluss (Campbell, 1967*b*) entgegen.
8. Werden die markierten Zellen eines Implantates bezüglich der Axialpolarität der Wirtsteile einer Konfliktsituation ausgesetzt, so lässt sich für die Wanderung innerhalb des Implantates keine Vorzugsrichtung mehr angegeben.
9. Es wird diskutiert, ob die Richtung der individuellen Zellwanderung durch die Platzverhältnisse in den interstitiellen Räumen des Rumpfektoderms beeinflusst wird.

Summary

1. The incorporation of ^{3}H-Thymidin into the cell nucleus of *Hydra attenuata* (Pall.) was analysed at short time intervals.
2. After six days of starvation, the polyps were fed. Immediately afterwards ^{3}H-Thymidin was injected into the enteron. After the feeding many cells started at the same moment to replicate their DNA.
3. The possibility that the axial distribution of the mitosis was altered by the movement of the labelled cells can be excluded because only five minutes after the injection labelled cells were found distributed over the whole length of the body.
4. Radioactive labelling followed by transplantation was used to follow the time course of the migratory capacity of epithelial cells other than muscle cells (called "Nicht EMZ": nematocyts, interstitial cells = I-cells, possibly also nerve cells).
5. 4 days after ^{3}H-Thymidin labelling of the donor the differentiation of labelled " Nicht EMZ " reached a point where the cells were able to migrate. After 5 days 70%-80% of all labelled " Nicht EMZ " have moved from the implanted area into the different host regions, particularly into the hypostom and the tentacles.
6. The fact that labelled cells were found neither in the endoderm of the host nor in the enteron of the graft shows that the individual movement of the " Nicht EMZ " takes place in the interstitial space of the ectoderm.
7. If the host and the graft showed an identical axial polarity, then the labelled " Nicht EMZ " move individualy in a proximo-distal direction, i.e. the cells are moving against the disto-proximal flow of tissue (Campbell, 1967*b*).

8. If the polarity of the graft is opposite to the axial polarity of the host tissue, then the movement of the labelled cells indicate no preference for any direction.
9. The following question is discussed: Is the direction of movement of individual cells influenced by the amount of room which is available in the interstitial space of the body ectoderm.

Résumé

1. L'incorporation de ^{3}H-thymidine dans le noyau cellulaire de *Hydra attenuata* (Pall.) a été étudiée pendant de courts laps de temps.
2. Après une période de jeûne de 6 jours, on a injecté de la ^{3}H-thymidine dans la gastrocoele immédiatement après le nourrissage. La prise de nourriture a déclenché, ou rendu possible, au même moment la réplication du matériel génétique de nombreuses cellules.
3. Comme 5 minutes après l'injection apparaissent déjà des cellules marquées le long de tout le corps, il est exclu que la distribution axiale des mitoses soit due à des migrations de cellules marquées.
4. La méthode du marquage radioactif a été combinée avec celle de la transplantation pour découvrir la capacité de migration individuelle des différents types de cellules musculaires non épithéliales (« Nicht EMZ »: nématocystes, cellules interstitielles, éventuellement cellules nerveuses).
5. Il se passe 4 jours après le marquage du polype initial jusqu'à ce que la différenciation des « Nicht-EMZ » marquées soit assez avancée au point qu'elles deviennent capables de se déplacer. Durant le 5e jour, 70 à 80% de toutes les « Nicht-EMZ » marquées émigrent de l'implantat dans les différentes régions de l'hôte, de préférence en direction de l'hypostome et des tentacules.
6. Comme l'on ne rencontre des cellules marquées ni dans l'endoderme du polype-hôte, ni dans la gastrocoele des chimères, le trajet individuel des « Nicht-EMZ » doit aboutir dans les cavités interstitielles de l'ectoderme du tronc.
7. Si les moitiés hôtes et les implantats montrent la même polarité axiale, le trajet individuel des « Nicht-EMZ » marquées se fait dans une direction proximo-distale, c'est-à-dire que les cellules se meuvent dans le sens opposé à la croissance disto-proximale du tissu (Campbell, 1967*b*).
8. Si les cellules marquées de l'implantat sont placées dans une situation de conflict en ce qui concerne la polarité axiale des tissus de l'hôte, le mouvement des cellules à l'intérieur de l'implantat n'indique de préférence pour aucune direction.
9. Il a été discuté si la direction du trajet individuel des cellules est influencée par la quantité de lacunes de l'espace interstitiel de l'ectoderme du corps.

LITERATUR

BAUMANN, P. A. 1969. *Untersuchungen zum Proteinstoffwechsel bei alternden Adultmännchen, Larven des Wildtyps und der Letalmutanten (ltr und lme) von Drosophila melanogaster.* Z. vergl. Physiol. 64: 212—242.

BRIEN, P. 1949. *La croissance, la blastogénèse, l'ovogénèse chez Hydra fusca (Pallas).* Bull. biol. Fr. Belg. 83: 293-386.

BURNETT, A. L. 1960*a*. *Growth pattern in green Hydra, Chlorohydra.* Science 131: 160.

— 1960*b*. *The nematocysts of Hydra. III. The migration pathway of nematocysts in Hydra.* Ann. Soc. r. zool. Belg. 90: 281-294.

— 1962. *Method of introducing tritiated thymidine into the tissue of Hydra.* Science 138: 825-826.

— 1966. *A model of growth and cell differentiation in Hydra.* Am. Nat. 100: 165-189.

CAMPBELL, R. D. 1965. *Cell proliferation in Hydra: An autoradiographic approach.* Science 148: 1231-1232.

— 1967*a*. *Tissue dynamics of steady state growth in Hydra littoralis. I. Patterns of Cell division.* Devl. Biol. 15: 487-502.

— 1967*b*. *II. Patterns of tissue movement.* J. Morph. 121: 19-28.

— 1967*c*. *III. Behavior of specific cell types during tissue movements.* J. exp. Zool. 164: 379-392.

CLEAVER, J. E. 1967. *Thymidine metabolism and cell kinetics.* North Holland Publ. Co., Amsterdam, 1967.

HADZI, J. 1909. *Über die Nesselzellwanderung bei den Hydroidpolypen.* Arb. Zool. Inst. Univ. Wien 17: 56-95.

KOLENKINE, X. 1963. *Incorporation de thymidine tritiée chez Hydra attenuata normale et en cours de régénération.* C. r. hebol. Séanc. Acad. Sci., Paris, 256: 1381-1384.

LOOMIS, W. F. 1956. *Growth and sexual differentiation of Hydra in mass culture.* J. exp. Zool. 132: 555-574.

RICH, F. und P. TARDENT. 1969. *Untersuchungen zur Nematozyten-Differenzierung bei Hydra attenuata (Pall.).* Rev. suisse Zool. 76: 779-787.

ROGERS, A. W. 1967. *Techniques of autoradiography.* Elsevier Publ. Co. Amsterdam.

SANYAL, S. 1962. *Cellular source in hydroid regeneration.* Experientia 18: 449-450.

TARDENT, P. 1960. *Principles governing the process of regeneration in hydroids.* In: *Developing cell systems*, ed. D. RUDNICK, New York.

— 1968. *Experiments about sex determination in Hydra attenuata (Pall.).* Devl. Biol. 17: 483-511.

— und H. EYMANN. 1959. *Experimentelle Untersuchungen über den regenerationshemmenden Faktor von Tubularia.* Arch. Entw. Mech. Org. 151: 1-37.

TARDENT, P. und U. MORGENTHALER. 1966. *Autoradiographische Untersuchungen zum Problem der Zellwanderung bei Hydra attenuata (Pall.).* Rev. suisse Zool. 73: 468-480.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 675
Tome 79, fasc. 2, n° 21: 675-707 Septembre 1972

Revision der Gattung *Coelodera* Burm.

(73. Beitrag zur Kenntnis der Scarabaeiden)

von

René MIKŠIĆ
Forstinstitut in Sarajevo

Mit 22 Textabbildungen

Im Laufe meiner Bearbeitung der *Macronotina*-Gruppe des Tribus *Gymnetini* der *Cetoniinae* behandle ich in dieser Arbeit die kleine aber sehr gut begründete Gattung *Coelodera* Burm. welche bisher nie einer zusammenfassenden Revision unterzogen wurde.

Bei meiner Arbeit verfügte ich über ein reiches Material. Für die Verleihung desselben erlaube ich mir folgenden Herren meinen verbindlichsten Dank auszusprechen: Dr. Cl. Besuchet (Muséum d'Histoire naturelle, Genève), Dr. S. Endrödi (Budapest), Dr. h. c. G. Frey (Museum G. Frey, Tutzing), Dr. F. Hieke (Zoologisches Museum an der Humboldt-Universität, Berlin), Dr. Z. Kaszab (Természettudományi Múzeum-Állattára, Budapest), Dr. Sv. G. Larson (Universitetets Zoologiske Museum, Kopenhagen), Dr. H. Roer (Zoologisches Forschungs-Institut und Museum Alexander Koenig, Bonn), Dr. G. Scherer (Museum G. Frey, Tutzing), Dr. R. zur Strassen (Natur-Museum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a.M.) und Dr. Z. Tesař (Slezské Muzeum, Opava). Den Herren Dr. h. c. G. Frey und Dr. G. Scherer danke ich auch noch besonders für die entgegenkommende Unterstützung mit Literatur. Mein verehrter Kollege, der hervorragende französische Spezialist der Cetoniinae Herr G. Ruter (Savigny-sur-Orge) sandte mir gefälligst eine Kopie das Manuskriptes samt Abbildung der Beschreibung seiner sich im Druck befindenden Beschreibung der neuen Art *C. lepesmei* Ruter, was mir die Einschaltung derselben in diese Arbeit ermöglichte.

Die Abbildungen zu dieser Arbeit wurden von Frau Fadila Softić-Harović verfertigt.

Gattung **Coelodera** Burmeister [1]

BURMEISTER, 1842, *Handbuch der Entomologie*, III, p. 320. — SCHOCH, 1895, *Die Genera und Spezies meiner Cetonidensammlung*, I, pp. 33, 38. — KUNTZEN, 1928, Sber. naturf. Ver. Berl., p. 166.

Typus der Gattung: *Macronota trisulcata* Gory-Percheron, 1833, Mon. Céton., pp. 68, 312, t. 61, f. 4.

EINIGE BEMERKUNGEN ÜBER DIE GRÜNDUNG UND DEFINITION DER GATTUNG

Die Gattung *Coelodera* wurde von BURMEISTER (l.c.) welcher eigentlich die erste Definition derselben gab als erste Artgruppe zu der Gattung *Macronota* Hoff. gestellt. Als Synonym dieser Kollektivgattung wurde sie von ARROW (1910) betrachtet, hingegen im SCHENKLING-Katalog (1921) als eigene Gattung angeführt. Die Gattung „*Coilodera*" bei PAULIAN (1960) entspricht der Gattung *Macronota* im Sinn von ARROW. *Coelodera* Burm. ist jedenfalls eine sehr gut begründete Gattung welche durch folgende Merkmale der Imagines charakterisiert ist:

Mittelgrosse Cetoniiden. Der Körper auf der Ober- (hier wenigstens auf den Flügeldecken) und Unterseite ohne Grundtoment, doch fast immer mit mehr oder minder umfangreicher heller Tomentzeichnung. Der Clypeusvorderrand in der Mitte tief ausgebuchtet. Der Halsschild entweder von der Basis zu den Vorderecken stark verengt, oder im hinteren Teil schwächer, im vorderen Teil stark verengt und dann der Seitenrand in der Mitte stumpfwinkelig gerundet, doch nie zur Basis verengt; auf der Scheibe mit zwei glatten, von der Basis nach vorne konvergenten Längswülsten oder Längsleisten, der Basallappen nur die Basis des Schildchens bedeckend. Die Flügeldecken mit ausgebildeten Subhumeralausschnitt. Das Pygidium normal, nicht konisch vortretend. Der Mesosternalprocessus mehr oder minder stark quer, fast flach oder sanft gewölbt und an der Basis deutlich bis stark eingeschnürt. Der Seitenrand der Flügeldecken die breit von oben sichtbaren doch nicht gekielten Flanken des Abdomens freilassend. Der Aedoeagus mit normalen Pars basalis secunda und symmetrischen Parameren.

[1] In der Literatur wird HOPE (in GRAY, *Zool. Miscell.* 1831, p. 25) als Autor der Gattung zitiert, doch gab die erste Beschreibung derselben BURMEISTER.

EIDONOMIE DER IMAGINES

Schöne, mittelgrosse Käfer. Stark lackartig oder metallisch glänzend, zuweilen teilweise leicht irisierend. Die Oberseite stellenweise struppig aufstehend behaart oder beborstet, doch ohne langen Haarpeltz. Die Ober- und Unterseite in der Regel mit sehr dicht tomentierter hellgelblicher bis lebhaft orangegelber Zeichnung, doch wenigstens auf den Flügeldecken und der Unterseite ohne Grundtoment.

Der Kopf am hinteren Teil mit medialer Längsschwiele, am Clypeus beiderseits derselben wenigstens im hinteren Teil mit breiter Längsimpression. Der Vorderrand des Clypeus nicht aufgebogen, in der Mitte ausgebuchtet. Der Kopf beiderseits in der Regel mit einer hell tomentierten und vorne abgekürzten Längsbinde.

Der Halsschild von den mehr oder minder spitzwinkeligen Hinterecken zu den Vorderecken stark und fast gerade oder im hinteren Teil weniger oder kaum, im vorderen stark verengt, der Seitenrand dann in der Mitte leicht stumpfwinkelig und im hinteren Teil leicht ausgebuchtet, in diesem Fall sind die Hinterecken mehr rechteckig — oder der Halsschild ist von der Basis zu den Vorderecken mehr gerundet-verengt. Der Basalrand in der Mitte breit gerundet-lappig vortretend (Skutellarlappen), der Seitenrand leistenartig gerandet. Der Halsschild auf der Scheibe mit zwei von der Basis (seitlich des Skutellarlappens) zur Mitte des Halsschildvorderrandes verlaufenden schrägen, stumpfen und breiten, erhabenen oder mehr leistenartigen glatten Längswülsten (Diskalwülste) welche auf dem Halsschild eine breite und grosse, mehr oder minder dreieckige mediale Längsimpression (Diskalimpression) einschliessen. Zwischen den Diskalwülsten und Marginalleisten mit je einer breiten, schrägen, flachen Längsimpression (Lateralimpressionen). Die Diskalimpression ist längs der Mitte zuweilen leicht gefurcht. Der Halsschild in den Lateralimpressionen in der Regel mit je einer schrägen und an der Basis abgekürzten Tomentbinde und meist mit auch einer solchen Längsbinde in der Mitte. Der helle Toment kann den grössten Teil der Halsschildoberfläche einnehmen.

Das Schildchen spitz dreieckig, in der ganzen Breite der Länge nach vertieft, im Endteil beiderseits meist mit schmaler hellfilziger Randbinde oder zum allergrössten Teil hell tomentiert.

Die Flügeldecken im Ganzen flach, an der Basis breit, mit kräftigen Schulterbeulen, hinter diesen mit sehr deutlichen Subhumeralausschnitt und im hinteren Teil gegen das Ende verengt. Die Naht im hinteren Teil scharfkielig erhaben, die Nahtspitzen deutlich bis lang und scharf ausgezogen. Der Apikalrand und hintere Teil des Seitenrandes krenuliert bis scharfzähnig gesägt. Die Flügeldecken im vorderen Teil längs der Naht breit und stark gemeinsam vertieft, daneben die Scheibe breit aufgewölbt. Im hinteren Teil neben der Naht mit schmaler oder

breiter, vorne scharf begrenzter und von eingerissenen, zuweilen kritzelig unterbrochenen Längsstreifen durchzogener diskaler Längsimpression (Diskalimpression der Flügeldecken) welche aussen von einem flachen und breiten oder schmäleren und dann stärker erhabenen und gebuchteten Längswulst (Diskalrippe) begrenzt wird welcher vorne in die diskale Aufwölbung übergeht. Die Tomentzeichnung der Flügeldecken besteht aus folgenden Elementen: Seitlich eine Makel oder schräge Binde an der Basis des Subhumeralausschnittes (Posthumeralmakel) und eine Makel oder kurze Querbinde hinter der Mitte (Postmedialmakel), am inneren Teil neben der Naht eine Makel an der Basis der Diskalimpression und eine solche, oft in die Länge gezogene im Endteil derselben (vordere und hintere Diskalmakel). Endlich befindet sich an oder vor der Spitze der Flügeldecken eine quere Makel (Apikalmakel) welche mit der hinteren Diskalmakel verbunden sein kann. Zuweilen fehlen einzelne dieser Zeichnungselemente.

Das Pygidium normal, nicht konisch vortretend, mit sehr dichter schuppigkritzeliger Skulptur, in der Mitte mit grosser oder sehr grosser heller Tomentmakel; wenigstens im mittleren Teil sehr lang und dicht aufstehend behaart.

Der Mesosternalprocessus flach oder sanft gewölbt, meist stark quer, glatt, mit gerundeten bis stumpfwinkeligen, mässig bis stark vortretenden Vorderrand, an der Basis eingeschnürt und mit feiner, querer, doppelbuchtiger Nahtlinie hinter welcher sich noch eine kräftige, gebogene, von der Randlinie des seitlichen Teiles des Vorderrandes des Metasternums gebildete Querlinie befinden kann. Die Metasternalplatte glatt, mit fein eingerizter Mittellinie.

Das Abdomen tritt seitlich stark unter den Aussenrand der Flügeldecken hervor und ist seitlich nicht gekielt, bei den ♂♂ ohne, seltener mit einer Bauchfurche.

Die Beine schlank. Die seitlichen Hinterecken der Hinterhüften nach hinten mehr oder minder lang und spitz hakig ausgezogen. Die Vorderschienen aussen mit 3 langen und spitzen Zähnen, der 3. kleiner oder zuweilen geschwunden. Die Mittelschienen am Aussenrand in der Mitte mit einer schrägen, oft feinen Leiste, welche bei den ♀♀ in einen langen und spitzen Dornzahn verwandelt sein kann. Der äussere Apikalrand der Hinterschienen lang und scharf zweizinkig.

DER AEDOEAGUS

Der Pars basalis gross, gelblichbraun, schwächer chitinisiert. Der Pars basalis secunda fest chitinisiert, glänzend, rostbraun, parallel, auf der Oberseite mit medialer Längsfurche, sonst ohne Eigentümlichkeiten. Die Parameren breit, kurz und gedrungen, symmetrisch, glänzend rostbraun, stark chitinisiert. Der

breite Basalteil der Parameren seitlich mehr oder minder stark stumpfwinkelig endend, der viel schmälere Endteil bildet Arme um die sehr grosse und breite, weit bis hinter die Mitte der Parameren reichende Dorsalspalte. Im kurzen Basalteil sind die dorsalen Innenränder der Parameren verwachsen, doch tief gefurcht. Der Basalteil beiderseits mit tiefer und grosser, schräger Impression deren Innenränder meist mehr oder minder von dem flachen, aussen scharfkantigen Rand der Dorsalöffnung überdacht wird. Der Apikalteil der Parameren aussen mit einen spitzen, nach hinten gerichteten Zahn, welcher aber auch reduziert oder geschwunden sein kann; ein zweiter, kräftiger und spitzer, nach hinten gerichteter Zahn befindet sich hinten am Innenrand der breit nach unten umgebogenen Seitenränder des Apikalteiles.

Einen scheinbar stark abweichenden Bautypus der Parameren begegnen wir bei einigen Arten, über welchen an der entsprechenden Stelle die Rede sein wird.

DIE PRÄIMAGINALEN ENTWICKELUNGSSTADIEN UND BIONOMIE

Die Präimaginalstadien der *Coelodera*-Arten sind soweit mir bekannt noch nicht entdeckt. Angaben über die Bionomie der *C. diardi* (Gory-Perch.) (ob echten?) gab nach dem Schenkling-Katalog Wallace, 1868, Trans. Soc. Lond. (3) IV, p. 548. Arrow (1910) brachte keine Angaben und Paulian (1960) sagt über die Lebensweise nur „Non précisée". Die Imagines sind jedenfalls sonnenliebende Blumentiere.

ARTZUSAMMENSETZUNG UND AREAL DER GATTUNG

Im Schenkling-Katalog (1921) wurden neun folgende Arten dieser Gattung angeführt: *C. alveata* (Jans.), *C. diardi* (Gory-Perch.), *C. maindroni* (Bourg.), *C. nigroscutellaris* Mos., *C. nobilis* (Kr.), *C. nyassica* (Kr.), *C. penicillata* Hope, *C. praenobilis* (Kr.) und *C. trisulcata* (Gory-Perch.). In diese Gattung gehört auch die mir leider in Natur unbekannte *C. vitalisi* (Bourg.). Je eine weitere neue Art wurde von Ruter (*C. lepesmei*) und mir (*C. pseudoalveata*) beschrieben — die Beschreibungen derselben befinden sich im Druck. Sonst wurden keine weitere in diese Gattung gehörende Arten entdeckt. *C. nigroscutellaris* Mos. wurde von Paulian unbegründet als einfaches Synonym zur *C. penicillata* Hope gezogen — es handelt sich aber um eine gute Rasse dieser Art. *C. mearsi* (West.) welche von Arrow (1910) und Schenkling (1921) als ,,Varietät" zur *C. penicillata* Hope gestellt wurde, ist wohl sicher eine gute eigene Art.

Grosse Beschwerden treten bei der Deutung der *C. diardi* (Gory-Perch.) und ihr ähnlichen Arten auf. Die echte *C. diardi* (Gory-Perch.) wurde aus Java beschrieben. Ich untersuchte ein als „Type" bezeichnetes Exemplar (leider ein ♀) von dieser Insel (Mus., Genève) welches einen lebhaft kupferroten Halsschild ohne den geringsten grünen Schimmer und tief rotbraune Flügeldecken hat. Eine ganz gleiche Farbe zeigt auch die Abbildung dieser Art in GORY's Werk (ohne grünen Schimmer am Halsschild). Die mediale Diskalimpression des Halsschildes ist ausser der breit glatten Basis überall dicht und kräftig punktiert und der Mesosternalprocessus breit und ziemlich flach. Bei diesem Tier sind die gelben Seitenbinden des Halsschildes auf je eine schräge Makel in den Vorderecken und Längsmakel vor der Mitte des Seitenrandes reduziert, was nicht mit der Abbildung GORY's übereinstimmt und eine seltenere Varietät bildet. BURMEISTER (1842) führt seine „*Macronota Diardi*" aus Borneo an und beschreibt die Farbe mit „viridi-aenea, cupreo-micans; elytris rubris". BURMEISTERS *diardi* ist wie es aus dem Fundort und besonders auch der Angabe „viridi-aenea" hervorgeht wohl sicher nicht mit der echten *C. diardi* (Gory-Perch.) identisch. HELLER (1915) gab eine Bearbeitung der Varietäten dieser Art in welcher er im Sinne BURMEISTERS als „typische Form" die Tiere von Borneo mit grünen Schimmer auf dem kupfrigen Halsschild und Schildchen und rotbraunen Flügeldecken bezeichnet. Bei diesen Borneo-Tieren ist die Punktur der medialen Diskalimpression des Halsschildes auf einen Streifen beschränkt welcher nicht viel breiter als die gelbe mediale Tomentbinde ist. HELLER gab auch Abbildungen der Parameren der *C. diardi* (GORY-PERCH.) welche sich durch den gegen den Basalteil vertikal gestellten Endteil auszeichnen. Einen solchen Paramerenbau besitzt die echte *diardi* von Java (von welcher ich auch ♂♂ untersuchen konnte), dann die von HELLER aufgestellten Varietäten *sumatrana*, *humeralis* und *waltheri*, nicht aber die von HELLER als typische Form der *diardi* aufgefassten Tiere von Borneo. Ein Jahr später veröffentlichte BOURGOIN (1916) die Beschreibung seiner *Macronota* (*Coelodera*) *Maindroni* bei welcher Gelegenheit er auch auf die Unterschiede in der Bildung des unteren Randes des Pygidiums und des Mesosternalprocessus verwies. Die Paramerenbildung seiner *maindroni* gleicht nach der Abbildung jener der echten *C. diardi* (Gory-Perch.) von Java und der HELLERischen Varietäten von Sumatra. *C. maindroni* (Bourg.) ist ohne Zweifel mit *C. diardi* var. *waltheri* Hell. identisch und synonym. Hingegen entspricht die Paramerenabbildung der *C. diardi* im Sinne von BOURGOIN ganz den Tieren von Borneo, welche HELLER irrtümlicherweise für die echte *diardi* hält. Bei diesen Borneo-Tieren handelt es sich also um eine verkannte eigene Art welche ich *C. helleri* nov. sp. benenne. Unklar bleibt die Zugehörigkeit der *C. diardi malayana* Heller aus Malakka und Kina Balu, welche vielleicht eine eigene Art oder nur eine geringe Varietät der *C. helleri* nov. sp. bildet. Eine weitere neue Art von Borneo beschreibe ich in dieser Arbeit als *C. kalimantanica* nov. sp.

Die Gattung *Coelodera* Burm. ist vollkommen der orientalischen Region eigen. Die Arten lassen sich nach ihren Areal in zwei, auch nach äusseren morphologischen Merkmalen gut gesonderte Gruppen zusammenfassen. Die eine Gruppe, welche den Rassenkreis der *C. penicillata* Hope und *C. mearsi* (Westw.) umfasst ist über Nepal, Nordost-Indien, Indochina, Süd-China und Taiwan verbreitet. In diese Gruppe gehören, allerdings wohl nur nach ihren Areal, die mir in Natur unbekannten Arten *C. vitalisi* (Bourg.) und *C. lepesmei* Ruter. Der Areal der anderen Gruppe in welche alle übrige bekannte Arten zu stellen sind umfasst Tenasserim, die Malayische Halbinsel, Sumatra, Nias, Borneo, Java und Celebes.

Eine gute natürliche Reihfolge der Arten ist schwer zu geben, da die Bewertung der äusseren morphologischen Merkmale und des Paramerenbaues teilweise zu verschiedene Ergebnisse führt.

TABELLE DER ARTEN UND RASSEN

(Die mir in Natur unbekannten Arten *C. vitalisi* (Bourg.) und *C. lepesmei* Ruter konnten nicht in der Tabelle aufgenommen werden — eine Reproduktion ihrer Beschreibungen wird am Ende der Arbeit gegeben)

1 (18) Die Diskalimpressionen der Flügeldecken schmal, nur am Vorderende (wegen den gelben Makeln) verbreitert, die sie aussen begrenzenden Diskalrippen breit und flach gewölbt. Abdomen bei den ♂♂ ohne Bauchfurche. Arten aus Indonesien und von der Malayischen Halbinsel.

2 (15) Die Diskalimpression des Halsschildes nach hinten stark verbreitert, dreieckig. Die quere Apikalmakel der Flügeldecken von der Flügeldeckenspitze abgerückt, zuweilen fehlend, fast immer von der hinteren Diskalmakel gesondert. Schildchen (ausser bei *C. pseudoalveata* Mikš.) nur im Apikalteil beiderseits mit schmalen hellfilzigen Randstreifen.

3 (12) Die Diskalimpression des Halsschildes mit hinten abgekürzter medialer gelbfilziger Längsbinde.

4 (5) Kleiner (21—24 mm). Die ganze Oberseite des Körpers pechschwarz, nur der Kopf zuweilen mit leichten Kupferschimmer. Der Mesosternalprocessus hinter der feinen doppelbuchtigen Basalnahtlinie mit scharf eingeschnittener, stumpfwinkelig gebogener Querlinie. Nias. *C. nyassica* (Kraatz)

5 (4) Grösser (25—30 mm). Kopf, Halsschild und Schildchen metallisch kupferrot, purpurkupfrig, schwärzlich purpurkupfrig oder erzgrün. Der Mesosternalprocessus hinter der feinen Basalnahtlinie ohne eingeschnittenen Querstreifen.

6 (9) Der Unterrand des Pygidiums bei den ♂♂ breit, beiderseits mit einer Querimpression. Der Paramerenbau stark von dem dieser Gattung sonst

eigenen Bautypus abweichend. Der Mesosternalprocessus flach, breiter als bei den Arten unter No. 9. Das punktierte Feld auf der Diskalimpression des Halsschildes meist breit.

7 (8) Der Endteil der Parameren stark verengt und gestreckt, viel schmäler als der Basalteil und gegen diesen nur wenig nach unten geneigt, beiderseits am Ende mit langen und scharfen Dorn, fast ohne Dorsalspalte. Die Flügeldecken tief rotbraun. Borneo. *C. kalimantanica* nov. sp.

8 (7) Der Endteil der Parameren kurz und breit, wenig schmäler als der Basalteil und gegen diesen vertikal gestellt, mit nur kleinen lateralen Endhaken und sehr grosser und breiter Dorsalspalte welche den grössten Teil des vertikalen Paramerenteiles einnimt. Die Flügeldecken schwarz oder rotbraun. Java, Sumatra. *C. diardi* (Gory-Percheron)

9 (6) Der Unterrand des Pygidiums schmal und einfach bei beiden Geschlechtern. Die Parameren zeigen den für diese Gattung üblichen Bautypus. Der Mesosternalprocessus gewölbter und schmäler als bei den vorhergehenden zwei Arten. Das punktierte Feld auf der Diskalimpression des Halsschildes nur wenig breiter als die gelbfilzige Medialbinde.

10 (11) Der Skutellarlappen des Halsschildes deckt nur die Basis des Schildchens, dieses nur im Apikalteil beiderseits mit schmalen hellfilzigen Randstreifen. Der Mesosternalprocessus stark quer, nur mässig vortretend. Borneo, Sumatra, ? Java. *C. helleri* nov. sp.

11 (10) Der Skutellarlappen des Halsschildes stärker vortretend, den ganzen Basalteil des hellfilzigen Schildchens bedeckend. Der Mesosternalprocessus stark vortretend und auch nach unten geneigt. Borneo. *C. pseudoalveata* Mikšić

12 (3) Die Diskalimpression des Halsschildes ohne Tomentbinde.

13 (14) Die Diskalimpression des Halsschildes nur mit feiner Punktur, längs der Mitte deutlich gefurcht, die Diskalschwielen sehr breit. Der Halsschild bei beiden Geschlechtern mit breiten Seitenbinden und der Skutellarlappen ist stärker als sonst nach hinten ausgezogen. Der Mesosternalprocessus etwas länger als breit, mit sehr stark stumpfdreieckig vorgezogenen und mit der Spitze gegen den Körper gekrümmten Vorderrand; hinter der feinen doppelbuchtigen Basalnahtlinie ohne eingeschnittene Querlinie, an der Basis schwach eingeschnürt. Kopf und Halsschild kupferrot oder erzkupfrig, die Flügeldecken dunkel rotbraun. Sumatra, Borneo. *C. alveata* (Janson)

14 (13) Die Diskalimpression des Halsschildes mit grober und dichter Punktur, am Grunde nicht gefurcht, die Diskalschwielen nur mässig breit. Der Halsschild bei den ♂♂ mit schmalen, oft makeligen oder unterbrochenen, bei den ♀♀ meist ohne Seitenbinden und der Skutellarlappen weniger stark vortretend. Der Mesosternalprocessus quer, gewölbter, an der

Basis eingeschnürt, weniger stark vortretend, hinter der feinen doppelbuchtigen Basalnahtlinie mit scharfer, gebogener, querer Linie. Die Oberseite metallisch grün bis kupfrig. Java. *C. trisulcata* (Gory-Percheron)

15 (2) Die Diskalimpression des Halsschildes nach hinten weniger verbreitert. Die Apikalmakel der Flügeldecken an der Spitze gerückt und mit der hinteren Diskalmakel verbunden, daher am hinteren Teil der Flügeldecken neben der Naht mit einer breiten, am Ende hakig nach aussen umgebogenen Längsbinde. Das Schildchen hell tomentiert. Kleinere Arten (21—23 mm) von Celebes.

16 (17) Die Diskalimpression des Halsschildes mit breiter, paralleler, hinten zugespitzter und bis zur Basis reichender gelbfilziger Binde. *C. nobilis* (Kraatz)

17 (16) Die Diskalimpression des Halsschildes ohne gelbe Tomentbinde. *C. praenobilis* (Kraatz)

18 (1) Die Diskalimpressionen der Flügeldecken breit, die sie aussen begrenzenden Diskalrippen bedeutend schmäler als bei den vorhergehenden Arten, stärker erhaben und in der Mitte gebuchtet. Abdomen bei den ♂♂ mit mehr oder minder ausgebildeter Bauchfurche. Der Halsschild grösstenteils hellfilzig. Die Flügeldecken schwarz, mit recht grosser heller Tomentzeichnung; die Apikalmakel auf den Spitzenrand gerückt. Arten aus Nord-Indien, Indochina, Süd-China und Taiwan.

19 (20) Die Diskalschwielen des Halsschildes breit und stumpf, die hellfilzigen Flächen daher kleiner. Hinter der feinen doppelbuchtigen Basalnahtlinie des Mesosternalprocessus mit scharf eingeschnittener, lange und dicht bewimperter Querlinie. Das Abdomen meist auch im mittleren Teil, zuweilen überall lang behaart. *C. mearsi* (Westwood)

20 (19) Die Diskalschwielen des Halsschildes schmal und scharf, mehr leistenartig, die gelbfilzigen Flächen daher grösser. Hinter der doppelbuchtigen Basalnaht des Mesosternalprocessus ohne scharfe Querlinie oder diese ist nicht lang und dicht bewimpert. Das Abdomen nur seitlich lang und dicht behaart.

21 (22) Das Schildchen zum grössten Teil gelbfilzig. Hinter der Basalnaht des Mesosternalprocessus ohne eingedrückte Querlinie. Nord-Indien, Nepal, Burma. *C. penicillata* Hope

22 (21) Das Schildchen ohne Toment, schwarz.

23 (24) Die hintere Diskalmakel der Flügeldecken von der Apikalmakel getrennt. Hinter der Basalnaht des Mesosternalprocessus ohne scharfe Querlinie. Tonkin, Süd-China. *C. penicillata* ssp. *nigroscutellaris* Moser

24 (23) Die hintere Diskalmakel der Flügeldecken breit mit der Apikalmakel verbunden. Hinter der Basalnaht des Mesosternalprocessus mit scharfer Querlinie. Taiwan. *C. penicillata* ssp. *formosana* Moser

Coelodera nyassica (Kraatz), 1897

Dt. ent. Z., p. 409 (*Macronota*). — *niasica* Schoch, 1898, Mitt. schweiz. ent. Ges. X, p. 67. — Heller, 1915, Ent. Bl., pp. 85, 86, fig. 2.

Der *C. kalimantanica* nov., *C. diardi* (Gory-Perch.) und *C. helleri* nov. im Bau, Skulptur, Pubeszenz und Zeichnung sehr nahe stehend, doch kleiner. Pechschwarz, zuweilen am Kopf mit leichten Kupferschimmer. Die Fühler, Schienen und Tarsen rotbraun. Die Tomentzeichnung hellgelblich, zuweilen am Kopf und Halsschild mehr orange. Auf den Flügeldecken die Posthumeralbinde schräge, ganz oder unterbrochen, zuweilen reduziert. Die Postmedialbinde kurz, von aussen nach innen und etwas nach vorne gerichtet oder eine Quermakel bildend. Die hintere Diskalmakel etwas in die Länge gezogen und von der Anteapikalmakel stets gesondert, zuweilen fehlend. Auf der Unterseite breit der seitliche Teil des Vorderrandes des Metasternums, eine grosse (meist quere) Makel in den seitlichen Hinterecken desselben, seitlich eine grosse Quermakel auf den Hinterhüften und je eine Querbinde am seitlichen Teil des Hinterrandes des 1.—4. Sternites (auf dem 1. lang, auf den folgenden kürzer) welche auf die Oberseite übergreifen hellfilzig. Bei den ♂♂ die Pro- und Mesosternalpleuren — letztere ausser vorne — dicht hell tomentiert, bei den ♀♀ erstere nur mit grosser Makel am vorderen Teil, die Mesosternalpleuren nur breit am Hinterrand gefilzt. Die Diskalwülste des Halsschildes wie bei den oben genannten Arten, doch ist die Halsschildpunktur grob und dicht, im mittleren Teil die ganze Diskalimpression (ausser der breit glatten Basis) einnehmend. Der Mesosternalprocessus quer, gewölbt, an der Basis stark eingeschnürt und hinter der feinen, doppelbuchtigen Basalnahtlinie mit scharf eingedrückter, querer, gebogener Linie. Die ♂♂ ohne Bauchfurche, das 6. Sternit sehr kurz und der untere Rand des Pygidiums breit, beiderseits mit einer queren und querkritzelig skulptierten Impression. Länge 21 bis 24 mm.

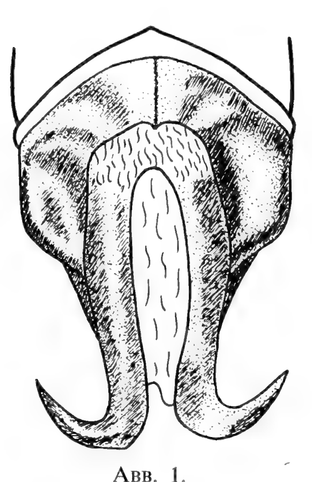


Abb. 1. *Coelodera nyassica* (Kraatz) — Parameren

Die Parameren weichen von dem in dieser Gattung üblichen Bautypus ab. Der basale Teil kurz, breit und ziemlich parallel, aussen stumpf winkelig endend. Der Endteil viel schmäler, Arme um die breite, am Ende offene und bis über

die Mitte reichende Dorsalspalte bildend; diese Arme am Ende nach aussen in sehr lange und spitze Endhaken umgebogen. Die Basalzähne spitz, aber von oben nicht sichtbar.

Verbreitung: Die Art ist bisher nur von Nias bekannt.

Untersuchtes Material: Nias 5 ♂♂, 2 ♀♀. — Nias-Goenoeng Sitoli 1 ♂.

Coelodera kalimantanica nov. sp.

Der *C. helleri* nov. sp. äusserst ähnlich. Kopf, Halsschild und Schildchen intensiv kupfrig oder purpurkupfrig bis teilweise purpurschwärzlich, ohne grünliche Reflexe, doch der Basalrand und Skutellarlappen des Halsschildes oft etwas und verwaschen dunkel rötlichbraun aufgehellt. Die Flügeldecken tief und dunkel rotbraun, mit oder ohne Kupferschimmer. Das Metasternum und die Hinterhüften schwärzlich, stellenweise (besonders der Mesosternalprocessus) mehr dunkel kupfrig, selten mehr kupfrigschwärzlich. Die Schenkeln dunkelkupfrig, schwärzlich oder pechschwarz mit Kupferschimmer. Sonst die Farbe, Tomentzeichnung, Pubeszenz und Skulptur ganz wie bei *C. helleri* nov. sp. Bei einem ♀ sind die Seitenbinden des Halsschildes im vorderen Teil makelig aufgelösst, im hinteren fehlend. Der Halsschild etwas kürzer, breiter und nach vorne stärker verengt, die Punktur der Diskalimpression ausser der breit glatten Basis den grössten Teil derselben einnehmend. Der Mesosternalprocessus flacher und breiter, am Vorderrand weniger dick. Der Unterrand des Pygidiums bei den ♂♂ breit, beiderseits mit einer querkritzelig skulptierten Impression.

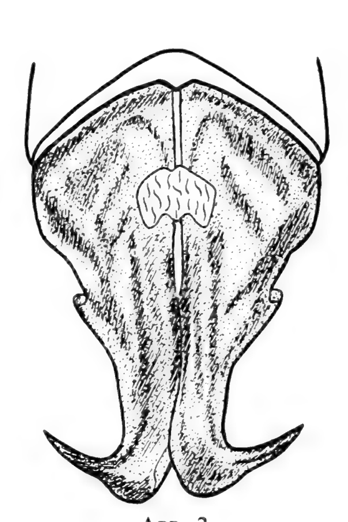


ABB. 2.
Coelodera kalimantanica nov. sp. — Parameren

Der Paramerenbau der *C. nyassica* (Kr.) ähnlich, doch der breite Basalteil kürzer, die Parameren fast ohne Dorsalspalte (ausser an der Spitze), die Innenränder im Endteil sogar etwas übereinander greifend. Auch sind die Endhaken etwas kürzer und mehr spitz dornförmig.

Verbreitung: Borneo.

Untersuchtes Material: Borneo, ohne näheren Fundort 1 ♂, 1 ♀. — Sarawak-Matang (Leg. Xantus) 1 ♂. — Kinabalu (Leg. Waterstradt) 1 ♂ (Holotypus), 2 ♀♀ (ein ♀ Allotypus) (Mus. Humboldt-Berlin).

Von *C. helleri* nov. sp. durch den Bau des Mesosternalprocessus und unteren Randes des Pygidium bei den ♂♂, die viel umfangreichere Punktur in der Diskalimpression des Halsschildes und Mangel des grünlichen Schimmers auf denselben, besonders aber durch den stark abweichenden Paramerenbau verschieden. Der *C. nyassica* (Kr.) durch den Paramerenbau und Bildung des unteren Randes des Pygidiums nahe stehend, doch grösser, die Farbe anders, hinter dem flachen Mesosternalprocessus ohne scharfe eingeschnittene Linie, die Parameren fast ohne Dorsalspalte etc.

Coelodera diardi (Gory-Percheron), 1833

Mon. Céton., pp. 68, 313, tab. 61, fig. 5 (*Macronota*). — *sumatrana* Heller, 1915, Ent. Bl., 4/6, p. 86. — *humeralis* Heller, 1915, l.c., p. 86. — *waltheri* Heller, 1915, l.c., p. 86. — *maindroni* Bourgoin, 1916, Bull. Soc. ent. Fr., p. 133.

Der *C. helleri* nov. sp. in der Grösse, Bau, Skulptur, Pubeszenz und Zeichnung sehr ähnlich. Kopf, Halsschild und Schildchen intensiv kupfrig, purpurkupfrig bis dunkel und teilweise etwas schwärzlich purpurkupfrig, meist ohne deutliche grüne Reflexe. Die Flügeldecken lackschwarz, etwas irisierend (= *waltheri* Heller), oft an der Basis mit verwaschener dunkelrotbrauner Humeralmakel (= *humeralis* Heller), zuweilen auch auf der Scheibe teilweise rötlichbraun aufgehellt. Seltener sind die Flügeldecken ganz dunkel rotbraun (typische *diardi* und *sumatrana* Heller). Die Unterseite schwarz, meist aber mindestens der Mesosternalprocessus dunkel kupfrig oder auch das Prosternum und seitlich das Metasternum mehr oder minder mit kupfrigen Reflexen. Zuweilen das Abdomen bei den ♂♂ im Endteil in der Mitte breit und verwaschen rotbraun aufgehellt. Die Schienen und Tarsen dunkel rotbraun. Die Schenkeln zuweilen schwarz, doch meist wenigstens die vier vorderen mit Kupferschimmer bis dunkel kupfrig. Die Zeichnung wie bei *C. helleri* nov., zuweilen dunkel orange. Die Medialbinde des Halsschildes manchmal nur bis zur Mitte reichend; bei einem ♀ sind die Seitenbinden des Halsschildes unterbrochen, bei dem als „Type“ bezeichneten ♀ auf eine schräge Makel in den Vorderecken des Halsschildes und Längsmakel am Seitenrand vor der Mitte reduziert. Auch die Flügeldeckenzeichnung ist im Umfang veränderlich. Zuweilen fehlt die Posthumeralbinde oder ist stark reduziert. Die Pygidium-Makel meist weniger gross, zuweilen auch verschwommen. Die Punktur der Diskalimpression des Halsschildes bald feiner, bald gröber, meist aber weit den Tomentstreifen überragend und ein nach hinten dreieckig verbreitertes Feld bildend. Die Nahtspitzen der Flügeldecken besonders bei den ♂♂ recht lang und scharf ausgezogen, länger als bei *C. helleri* nov. Der Mesosternalprocessus breiter als bei dieser Art, ziemlich flach. Der Unterrand des Pygidiums bei den ♂♂ breit und beiderseits mit einer querkritzelig skulptierten Querimpression.

Die Parameren im ganzen kurz und dick. Der Basalteil kurz und breit, aussen am Ende stumpfwinkelig, der Apikalteil vertikal gestellt (in Profilansicht oben höckerig vortretend), nicht viel schmäler als der Basalteil und um die sehr grosse und breite Dorsalspalte Arme bildend, diese am oberen Teil des Randes der Dorsalspalte gelb tomentiert. Die Apikalzähne klein, spitzig, die Basalzähne nach hinten gerichtet, spitzig und von oben nicht sichtbar.

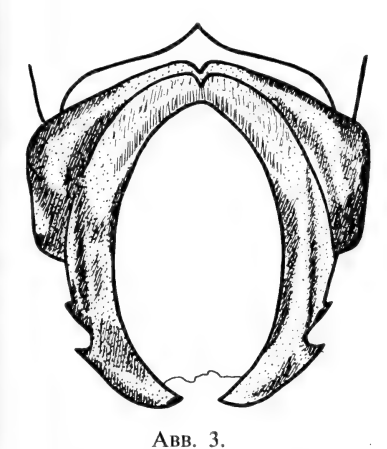


Abb. 3.
Coelodera diardi (Gory-Perch.)
— Parameren in Dorsalansicht

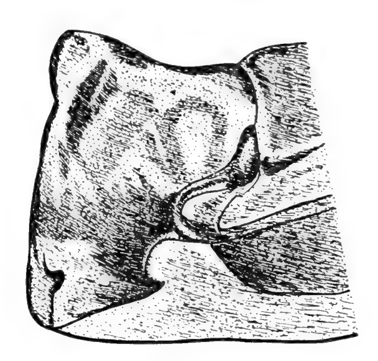


Abb. 4.
Coelodera diardi (Gory-Perch.)
— Parameren in Lateralansicht

Verbreitung: Sumatra, Java, ? Borneo.

Untersuchtes Material: Java, ohne näheren Fundort 1 ♂, 1 ♀ (das ♀ als „Type" bezeichnet, Mus. Genève). — Sumatra, ohne näheren Fundort 1 ♂, 1 ♀. — Deli (Nordost-Sumatra) 1 ♀ (Leg. Martin). — Deli Ober Langkat 2 ♀♀. — Deli-Dolok Baros (1000 m) 1 ♂. — West-Sumatra 2 ♂♂, 1 ♀. — Sumatra-Westküste 1 ♀. — Padang (West-Küste) 2 ♂♂. — Padang-Pandjang (Leg. H. Rolle) 1 ♀. — Medan (Nordost-Sumatra) 1 ♂, 1 ♀. — Manna (Westküste)-Riang Ranau Palembang (Leg. I. Z. Kannegieter) 1 ♀. — Ranau (Leg. Doesburg) 1 ♂, 1 ♀. — Bandoc-Bahroe 1 ♀. — Soekeranda (Leg. Dohrn, I. 1894) 1 ♀.

Zwei ♀♀ von Sumatra ohne näheren Fundort und Soekaranda weichen durch gewölbteren und weniger breiten Mesosternalprocessus und schwärzlich-erzkupfrigen Sternum und Schenkeln ab. Die Punktur der Diskalimpression des Halsschildes ist bei diesen Tieren kräftig aber wenig ausgebreitet. Vielleicht handelt es sich um eine eigene, neue Art, was aber ohne dazugehörige ♂♂ nicht zu konstatieren ist. Auffallend ist ausserdem ein ♀ von Borneo ohne näheren Fundort welches sonst normal ist aber am Halsschild einen leichten grünlichen Schimmer zeigt.

Coelodera helleri nov. sp.

diardi Burmeister, 1842, *Handb. Entom.* III, p. 320. — Heller, 1915, Ent. Bl., 4/6, p. 86. — Bourgoin, 1916, Bull. Soc. ent. Fr., p. 134.

Diese grosse und schöne, unter den verwandten Arten in den Sammlungen häufigste Art wurde von Burmeister, Heller und Bourgoin fälschlich als die echte *C. diardi* (Gory-Percheron) gedeutet.

Kopf, Halsschild und Schildchen satt kupferrot, meist mehr oder minder mit grünen Schimmer, selten fast erzgrün oder rein purpurkupfrig. Die Flügeldecken satt rotbraun mit Kupferschimmer bis dunkel purpurbraun, sehr selten breit der hintere Teil des Seitenrandes, hintere Teil der Diskalimpression und teilweise der Apex geschwärzt oder die Flügeldecken ganz purpurschwarz. Auf der Unterseite das Sternum, die Hüften und Schenkeln dunkel erzkupfrig, mit oder ohne grünliche Reflexe bis dunkel erzgrün. Das Abdomen schwarz, mit oder ohne leichten purpurkupfrigen Schimmer, längs der Mitte zuweilen verwaschen bräunlich aufgehellt. Die Fühler, Schienen und Tarsen rotbraun mit Kupferschimmer bis dunkel braunkupfrig. Die Tomentzeichnung lebhaft gold- bis mehr orangegelb, ebenso die Pubeszenz. Der Kopf beiderseits mit breiter, vorne abgekürzter und zugespitzter Längsbinde. Der Halsschild bei beiden Geschlechtern mit hinten mehr oder minder abgekürzter Medialbinde und schrägen, ebenfalls nicht die Basis erreichenden Längsbinden in den Sublateralimpressionen; sehr selten sind diese makelig unterbrochen. Das Schildchen beiderseits im Endteil mit schmalen Randstreifen. Die Flügeldeckenzeichnung höchstens mässig breit. Die Subhumeralbinde schmal, schräge, zuweilen aussen abgekürzt oder unterbrochen. Die Postmedialbinde oft breiter, quer, kurz, zuweilen eine Quermakel bildend. Die apikale Quermakel oder Querbinde von der Flügeldeckenspitze abgerückt und von der in die Länge gezogenen hinteren Diskalmakel isoliert, zuweilen geschwunden. Die vordere Diskalmakel quer oder einen kurzen Querstreifen bildend. Auf der Unterseite seitlich knapp vor dem Hinterrand des 1.—4. Sternites mit auf die Oberseite übergreifenden Querbinden, ausserdem der Hinterrand der Mesosternalpleuren hellfilzig. Der seitliche Teil des Vorderrandes des Metasternums mit oder ohne schmalen Tomentstreifen; meist ein kurzer Randstreifen oder Quermakel in den seitlichen Vorderecken der Hinterhüften oder auch ein kurzer Querstreifen beiderseits der Mitte des Hinterrandes des 1. Sternites. Die Prosternalpleuren bei den ♂♂ grösstenteils hellfilzig; bei den ♀♀ ohne Toment oder nur vorne mit heller Makel.

Der Kopf mit reichlicher Punktur, die Medialschwiele glatt; auf den Tomentbinden reichlich und struppig aufstehend behaart. Der Halsschild bei den ♂♂ von der Basis zu den Vorderecken stark verengt, bei den ♀♀ seitlich leicht gerundet-verengt; die Diskalwülste breit glatt. Die Diskalimpression dreieckig, an der

Basis breit glatt und kahl, im mittleren Teil ebenso wie die Lateralimpressionen mit mässig starker und reichlicher bis kräftiger und dichter Punktur. Das punktierte Feld in der Diskalimpression meist nicht viel breiter als die Medialbinde. Der Halsschild in den Punkten reichlich, struppig aufstehend behaart. Die Flügeldecken seitlich (ausser im Basalteil) mit grober, querkritzeliger, am Apex mit dichter, grober, irregulär-kritzeliger Skulptur, in den Intrahumeralimpressionen

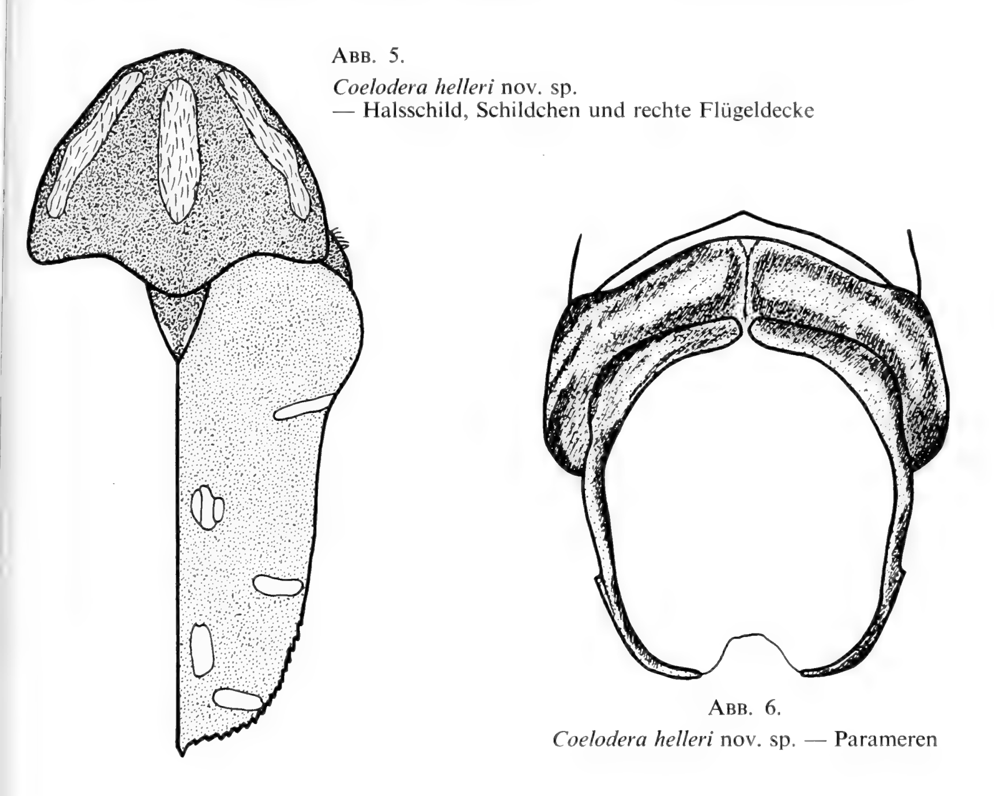


ABB. 5.
Coelodera helleri nov. sp.
— Halsschild, Schildchen und rechte Flügeldecke

ABB. 6.
Coelodera helleri nov. sp. — Parameren

mit einigen Strichpunkten, sonst glatt. Die Diskalimpressionen schmal, mit zwei oder drei eingerissenen Streifen. Die Diskalrippen breit, flach gewölbt, gerade. Der hintere Teil des Seitenrandes und der Apikalrand scharfzähnig gesägt, die Nahtspitzen lang und scharf ausgezogen. Die Flügeldecken am Apex reichlich, in den Diskalimpressionen und am Seitenteil (doch hier meist abgerieben) kürzer und schütter beborstet, auch am vorderen Teil neben der Naht mit einigen Börstchen. Der Mesosternalprocessus gross, stark quer und stark vortretend, sanft gewölbt, mit dicken, gegen den Körper heruntergewölbten Vorderrand, an der Basis eingeschnürt, hinter der doppelbuchtigen Basalnahtlinie ohne eingerissene Querlinie. Das Metasternum am seitlichen Teil vorne und hinten mit reichlicher aber nicht grober bis feiner borstentragender Punktur. Das Abdomen bei den ♂♂

ohne Bauchfurche, seitlich um den Tomentbinden mit grober querkritzeliger Skulptur, am seitlichen Teil des Basalrandes mit Bogenpunkten, sonst glatt. Der untere Rand des Pygidiums bei beiden Geschlechtern einfach, nicht verbreitert. Die Hinterschienen innen bei den ♀♀ mit normalen, bei den ♂♂ mit langen und dichten Bürstenbesatz. Die Beine bei den ♀♀ etwas kräftiger und der innere Endsporen der Hinterschienen an der Spitze abgestutzt oder auch ausgerandet. Länge 25 bis 30 mm.

Der Paramerenbau zeigt den für die meisten Arten dieser Gattung eigenen Bautypus. Der basale Teil kurz und breit, aussen stumpfwinkelig endend, der gegen diesen nur leicht geneigte, schmälere und zum Ende verengte Endteil um die sehr grosse und breite, bis weit hinter die Mitte reichende Dorsalspalte nur schmale Arme bildend, die apikalen Seitenzähne geschwunden, die Basalzähne ganz auf die Ventralseite gerückt und von oben nicht sichtbar.

Allgemeine Verbreitung: Die Art ist vorzüglich auf Borneo einheimisch, doch mir auch aus Sumatra und Java bekannt.

Untersuchtes Material: Borneo, ohne näheren Fundort 2 ♂♂, 10 ♀♀ (teilweise leg. Deyrolle, van Theyl, IX.1839 und Xantus). — Nordborneo-Kina Balu (Leg. Waterstradt) 4 ♂♂, 1 ♀. — British-Nordborneo 1 ♂. — Westborneo-Pontianak 3 ♂♂, 3 ♀♀ (1 ♂ Holo- und 1 ♀ Allotypus, Mus., Berlin). — Borneo-Mahakam 1 ♂, 3 ♀♀. — Pulo Penang (Leg. van Teyl) 1 ♀. — Sumatra-Medan 1 ♂. — Bandar Bahroe 1 ♂ (als „Cotype" der *C. waltheri* Hell. bezeichnet, mit schwarzen Flügeldecken, sonst aber nach dem Paramerenbau und allen anderen Merkmalen zur *C. helleri* nov. gehörend, auch der Halsschild mit grünlichen Schimmer!). — Java, ohne näheren Fundort 1 ♀. — Mittel-Java (Leg. A. Preyer) 1 ♂.

Coelodera pseudoalveata Mikšić, 1971

Ent. Nachr., XV, 9/10, p. 104, fig. 1, 2.

Schöne, der *C. helleri* nov. wie der *C. alveata* (Jans.) nahe stehende und diesen im Bau, Skulptur, Pubeszenz und Zeichnung sehr ähnliche Art. Kopf, Halsschild und Schildchen satt kupferrot, ohne grünlichen Schimmer. Die Flügeldecken tief rotbraun, mit leichten purpurkupfrigen Schimmer. Das Sternum schwärzlich erzkupfrig, der Mesosternalprocessus mehr kupfrig. Das Abdomen pechschwarz. Die Beine (auch Schienen und Tarsen) dunkel kupfrig, die Hinterschenkeln mehr schwärzlich. Die Tomentzeichnung am Kopf und Halsschild goldgelb, auf den Flügeldecken und der Unterseite mehr weisslichgelb, ebenso ist das Schildchen tomentiert. Kopf mit den zwei üblichen breiten Längsbinden. Der Halsschild ausser den breiten schrägen Lateralbinden auch mit einer breiten bis hinter die Mitte reichenden Medialbinde. Auf den Flügeldecken die Subhumeralmakel einen kurzen, vom Rande entfernten Querstreifen (aussen noch ein feiner Punkt),

die Postmedialmakel eine breitere, quere, gewellte, von der Diskalrippe bis zum Aussenrand gehende Querbinde bildend. Die vordere Diskalmakel etwas quer, die hintere in die Länge gezogen, die Anteapikalmakel gesondert, vom Apikalrand entfernt und am Seitenrand gerückt. Auf der Unterseite die Prosternalpleuren, der hintere Teil der Mesosternalpleuren, schmal der seitliche Teil des Vorderrandes des Metasternums, schmal aussen der Vorderrand der Hinterhüften und lange Querbinden am seitlichen Teil des Hinterrandes des 1.—4. Sternites welche auch auf die Oberseite übergreifen hellfilzig. Die Diskalwülste des Halsschildes breit, wie bei den vergliechenen Arten, der Skutellarlappen stärker als bei den vor-

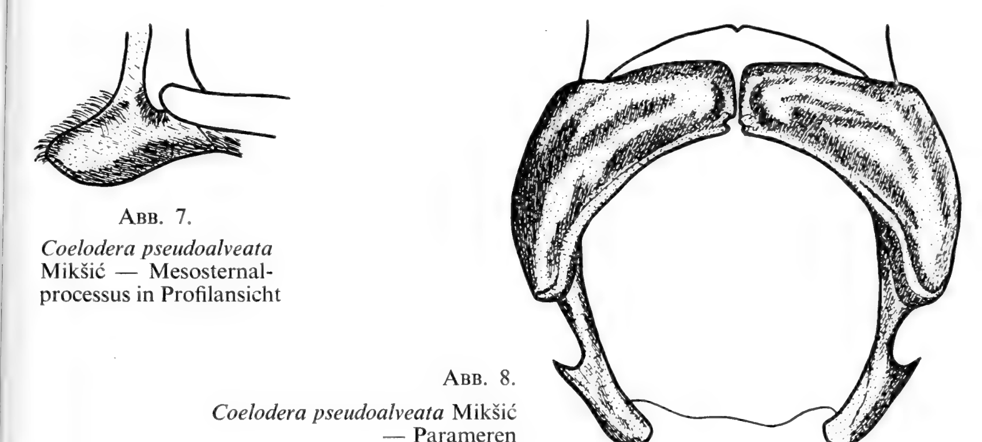


Abb. 7.
Coelodera pseudoalveata Mikšić — Mesosternalprocessus in Profilansicht

Abb. 8.
Coelodera pseudoalveata Mikšić — Parameren

hergehenden Arten vortretend, den ganzen Basalteil des Schildchens bedeckend. Die kräftige Punktur der Diskalimpression nur sehr wenig über den medialen Tomentstreifen tretend. Der Mesosternalprocessus sehr stark und etwas schräge nach vorne und unten vortretend, der dicke Vorderrand stumpf gerundet, keine gegen den Körper gebogene Spitze bildend, nicht breiter als lang, an der Basis schwach eingeschnürt und hinter der doppelbuchtigen Basalnaht ohne eingerissene Querlinie. Sonst die Skulptur der Flügeldecken und der Unterseite wie bei den genannten Arten. Der untere Rand des Pygidiums schmal und einfach.

Die Parameren den in dieser Gattung üblichen Bautypus entsprechend; mit spitzen, kräftigen, dornförmigen apikalen Seitenzähnen.

Verbreitung und untersuchtes Material: Borneo, ohne näheren Fundort 1 ♂ (Holotypus, Mus. Humboldt, Berlin).

Von *C. helleri* nov. und *C. alveata* (Jans.) durch das hell tomentierte Schildschen, den Bau des Mesosternalprocessus und der Parameren (welche bei den genannten Arten keine Seitenzähne haben), von *C. helleri* nov. ausserdem durch den stärker ausgebildeten Skutellarlappen des Halsschildes, von *C. alveata* (Jans.) durch das Bestehen einer Medialbinde am Halsschild verschieden.

Coelodera alveata (Janson), 1884

Cist. Ent. III, p. 108 (*Macronota*).

Der *C. helleri* nov. ähnlich, etwas schlanker und flacher. Kopf und Halsschild schön kupferrot bis dunkel erzkupfrig, zuweilen mit grünlichen Reflexen bis erzgrün. Die Flügeldecken schön dunkel rotbraun. Die Unterseite und Beine

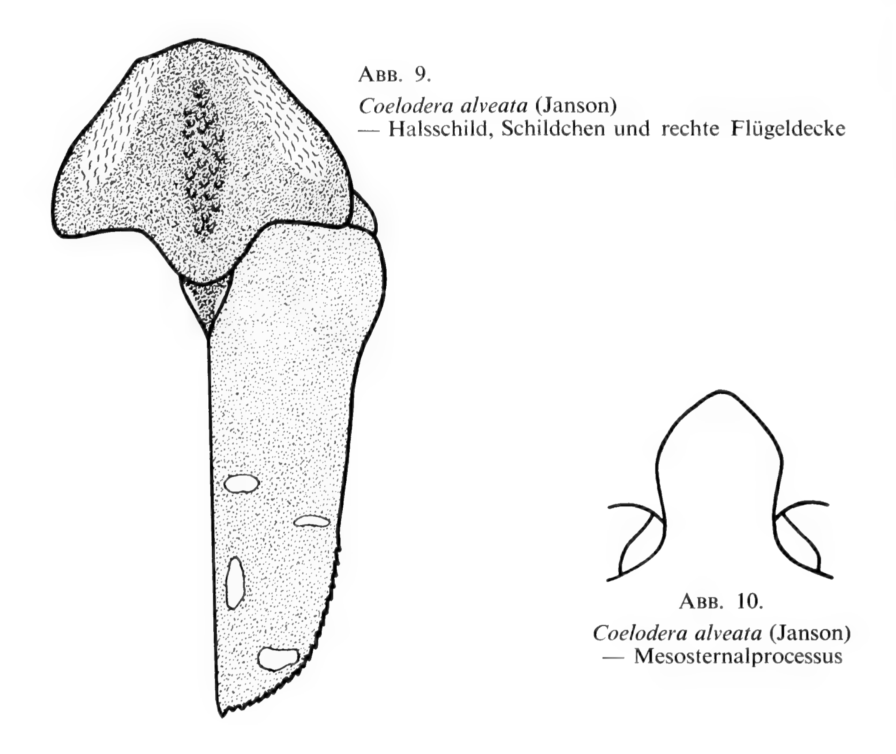


ABB. 9.
Coelodera alveata (Janson) — Halsschild, Schildchen und rechte Flügeldecke

ABB. 10.
Coelodera alveata (Janson) — Mesosternalprocessus

oliven- bis erzschwarz, zuweilen dunkel erzgrün. Die Tarsen oder teilweise auch die Schienen dunkel rotbraun bis kupfrig, auch der Mesosternalprocessus zuweilen mehr oder minder kupfrig. Die Tomentzeichnung hell- bis goldgelb. Kopf beiderseits mit vorne abgekürzter und zugespitzter Längsbinde. Der Halsschild bei beiden Geschlechtern mit breiten, schrägen, an der Basis abgekürzten Lateralbinden, doch ohne Mittelbinde. Die gelbfilzigen Stellen gleichfarbig reichlich behaart. Die Flügeldeckenzeichnung wie bei *helleri*; die beiden Lateralbinden sind zu Quermakeln verwandelt, die subhumerale oft sehr klein oder geschwunden. Auch die Zeichnung der Unterseite ist dieser Art sehr ähnlich, doch sind die Abdominalbinden breiter, meist mit solchen auch beiderseits am Hinterrand des 5. Sternites. Oft eine Makel auch in den hinteren Aussenecken des Metasternums

und am hinteren Teil der Metaepisternen. Der Skutellarlappen des Halsschildes ist viel stärker nach hinten vorgezogen; die Diskalwülste breit und stumpf gewölbt. Die Diskalimpression des Halsschildes dreieckig, am Grund längs der Mitte gefurcht, im vorderen Teil mit reichlicher, aufstehend behaarter Punktur, im hinteren glatt. Die Flügeldeckenskulptur der *C. helleri* nov. sehr ähnlich, doch die Nahtspitzen höchstens mässig vortretend und die Pubeszenz wenig ausgebildet. Der Mesosternalprocessus nicht quer, etwas länger als breit, mit sehr stark stumpf dreieckig-gerundet vorgezogenen und mit der Spitze gegen den Körper gekrümmten Vorderrand; hinter der feinen doppelbuchtigen Basalnaht ohne eingedrückte Querlinie. Die ♂♂ ohne Bauchfurche. Bei den ♀♀ ist der Halsschild seitlich mehr gerundet und der innere Endsporen der Hinterschienen an der Spitze abgestuzt und ausgebuchtet (bei den ♂♂ zugespitzt). Länge 26 bis 29 mm.

Der Paramerenbau ist mit jenem der *C. trisulcata* (Gory-Percheron) mit welcher die Art nicht ähnlich ist praktisch fast gleich.

Verbreitung: Sumatra, Borneo.

Untersuchtes Material: Sumatra, ohne näheren Fundort 2 ♂♂, 1 ♀. — Sumatra-Padang 3 ♂♂, 3 ♀♀. — Borneo-Brunei 1 ♀. Bei dem Tier von Borneo ist der Apikalrand und hintere Teil des Seitenrandes der Flügeldecken ausserordentlich grob und unregelmässig gezähnt.

Coelodera trisulcata (Gory-Percheron), 1833

Mon. Céton., pp. 68, 312, tab. 61, fig. 4 (*Macronota*). — Burmeister, 1842: 321. — Schoch, 1895: 38.

Grosse und schöne Art. Dunkel erzgrün, teilweise mit oder ohne Kupfer- oder Erzschimmer, zuweilen lebhaft kupferrot, mit oder ohne grünliche Reflexe. Der Kopf und Halsschild auch bei grünen Tieren oft mehr oder minder mit Kupferreflexen bis teilweise intensiv kupferig. Ein ♂ ist lebhaft purpurkupferig, die Gegend der Schulterbeulen schwärzlich, die Unterseite dunkel erzkupferig, das Abdomen mehr schwärzlich. Die Tomentzeichnung hellgelb bis lebhaft goldgelb. Bei den ♂♂ sind die Kopfbinden schmäler als bei *C. helleri* nov. und am Halsschild bestehen nur die meist etwas makeligen, zuweilen unterbrochenen Lateralbinden (sehr selten fehlen auch diese oder sind stark reduziert). Bei den ♀♀ der Kopf und Halsschild ohne Zeichnung, seltener diese nur fragmentär, ausnamsweise stärker ausgebildet. Die Schildchenränder im Apikalteil schmal hell gesäumt. Die Flügeldeckenzeichnung der *helleri* sehr ähnlich, doch ohne Apikalmakel, beide Lateralbinden sind zu Quermakeln verwandelt und die hintere Diskalmakel ist meist nicht ausgesprochen in die Länge gezogen. Manchmal ist die Zeichnung reduziert; zuweilen fehlen die Subhumeralmakeln, seltener die hinteren Diskalmakeln. Die Abdominalbinden meist breiter. Die Hinter-

hüften in den vorderen Aussenecken mit einer Quermakel. Der seitliche Teil des Vorderrandes des Metasternums hellfilzig, ebenso der Hinterrand der Mesosternalpleuren mehr oder minder breit hell tomentiert; zuweilen eine Makel in den seitlichen Hinterecken des Metasternums.

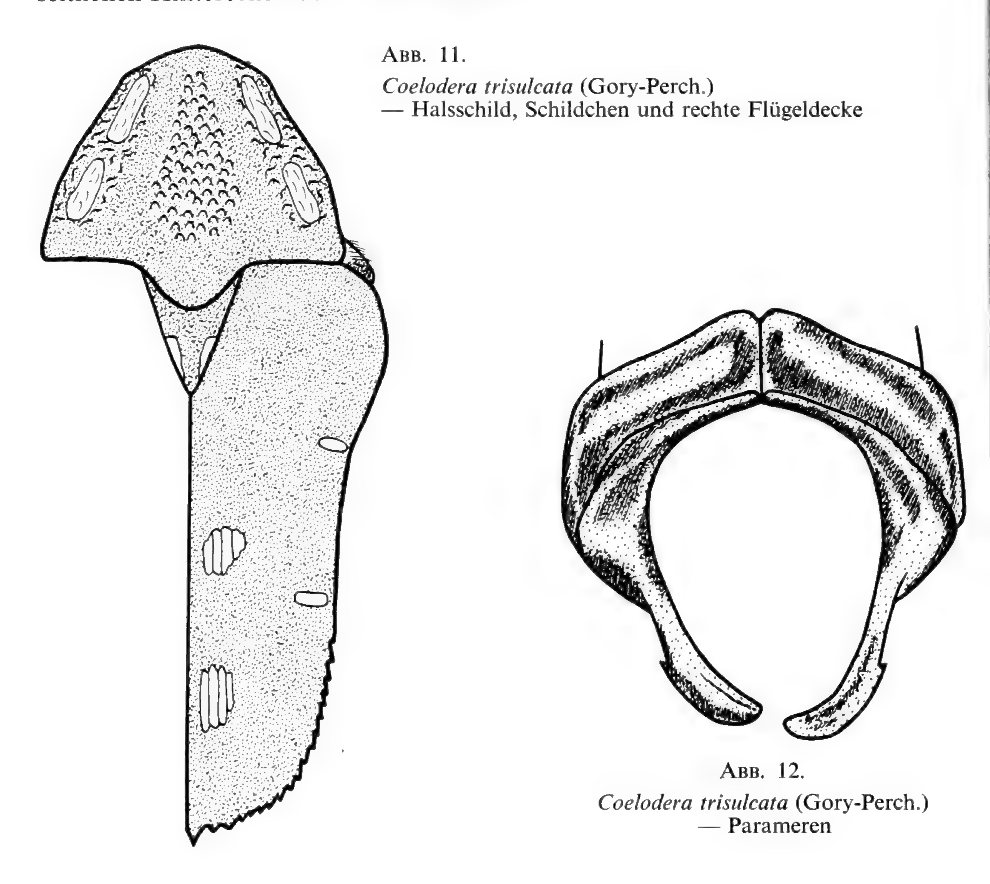


Abb. 11.
Coelodera trisulcata (Gory-Perch.) — Halsschild, Schildchen und rechte Flügeldecke

Abb. 12.
Coelodera trisulcata (Gory-Perch.) — Parameren

Die Kopf- und Halsschildpunktur grob, viel gröber als bei *C. helleri* nov., am Halsschild auch dicht, die Deckenwülste und orangegelbe Pubeszenz dieser Art ähnlich, die Basis der Diskalimpression breit glatt. Auch die Skulptur der Flügeldecken und der Unterseite der genannten Art sehr ähnlich, doch die Nahtspitzen kürzer und die Pubeszenz auf den Flügeldecken mehr oder minder fehlend oder höchstens schwach ausgebildet. Der Mesosternalprocessus kleiner, viel schmäler, gewölbter und an der Basis weniger eingeschnürt, stark vortretend, hinter der feinen doppelbuchtigen Basalnahtlinie mit eingerissener querer Bogenlinie. Die sternale Punktur gröber und dichter und die sternale Pubeszenz lang und reichlich. Der Halsschild bei den ♂♂ von der Basis zu den Vorderecken stark und fast gerade verengt, bei den ♀♀ mehr gerundet-verengt. Der innere Endsporen

der Hinterschienen bei den ♂♂ spitz, bei den ♀♀ parallel und am Ende abgestuzt und ausgebuchtet. Länge 25 bis 29 mm.

Die Parameren dem Bautypus der meisten *Coelodera*-Arten entsprechend; kurz, breit und gedrungen, mit sehr grosser und breiter Dorsalspalte. Der bedeutend schmälere Endteil ohne apikale Seitenzähne, die Ventralzähne von oben nicht sichtbar.

Verbreitung: Diese häufige Art ist nur von Java bekannt.

Untersuchtes Material: Java, ohne näheren Fundort 26 ♂♂, 17 ♀♀ (darunter ein als „Type" bezeichnetes ♂, Mus. Genève). — Westjava (Leg. Fruhstorfer) 8 ♂♂, 3 ♀♀. — Westjava-Mons Gede 4000′ (Leg. Fruhstorfer, VIII.1892) 23 ♂♂, 3 ♀♀. — Westjava-Pengalengan 1 ♂, 1 ♀. — Westjava-Sukabuni 2000′ (Leg. Fruhstorfer, 1893) 1 ♂, 2 ♀♀. — Buitenzorg (Leg. G. B. Ferrari, 1878 und 3.1.1914) 19 ♂♂, 20 ♀♀. — Java-Sindanglaja (Leg. Xantus) 3 ♀♀. — Ostjava 2 ♀♀. Recht zweifelhaft erscheint der Fundort „Borneo" ohne nähere Angabe 1 ♂ und „Sumatra", ebenfalls ohne nähere Angabe 1 ♂ und 1 ♀.

Coelodera nobilis (Kraatz), 1894

Dt. ent. Z., p. 272 (*Macronota*).

Pechschwarz, leicht irisierend. Kopf und Halsschild metallisch erzkupfrig mit messinggrünlichen Reflexen. Die Schenkeln und Schienen mit grünlichen Schimmer oder auf den vier hinteren Beinen dunkelgrün. Die Fühler rostgelb mit schwärzlichen ersten Glied. Die Tomentzeichnung gross, auf der Oberseite wie die Pubeszenz goldgelb, auf der Unterseite hellgelb. Der Kopf beiderseits mit sehr breiter, vorne abgekürzter und zugespitzter Längsbinde. Der Halsschild mit sehr breiten, schrägen Seitenbinden und recht breiter, bis zur Basis gehender und am Ende zugespitzter Medialbinde. Das Schildchen ganz hellfilzig. Auf den Flügeldecken die Subhumeralbinde schräge und breit, die Postmedialbinde kurz, breit und quer; beide vom Aussenrand bis zur Diskalrippe reichend. Die vordere Diskalmakel gross, querrundlich oder rundlich. Im hinteren Teil der Diskalimpression mit breiter Längsbinde welche am Ende hakenförmig längs des Apikalrandes der Flügeldecken nach aussen umgebogen ist. Die gelbfilzigen Teile des Halsschildes und der Kopf, ebenso die Makeln (namentlich die Hakenbinde) und die Diskalimpressionen der Flügeldecken mit reichlicher aufstehender Pubeszenz; bei wohlerhaltenen Tieren auch der grob querkritzelige Seitenteil der Flügeldecken kurz beborstet. Das Pygidium in der Mitte mit sehr grosser hellfilziger, dicht und lang aufstehend behaarter Makel. Auf der Unterseite die Prosternalpleuren, der hintere Teil der Mesosternalpleuren, seitliche Teil des Vorder- und Hinterrandes (bei dem vorliegenden ♀ auf dem letzteren nur aussen mit einer Quermakel) des Metasternums, eine Quermakel am seitlichen Teil

des Vorderrandes der Hinterhüften und breite, auf die Oberseite übergreifende Querbinden am seitlichen Teil des Hinterrandes des 1.—4. Sternites hellfilzig.

Die glatten und kahlen Diskalwülste des Halsschildes an der Basis sehr breit, nach vorne stark verschmälert; die Diskalimpression zur Basis nur wenig verbreitert. Auf den Flügeldecken die Diskalimpressionen schmal, mit einigen eingerissenen Doppelstreifen, doch vorne stark verbreitert. Die Diskalrippen

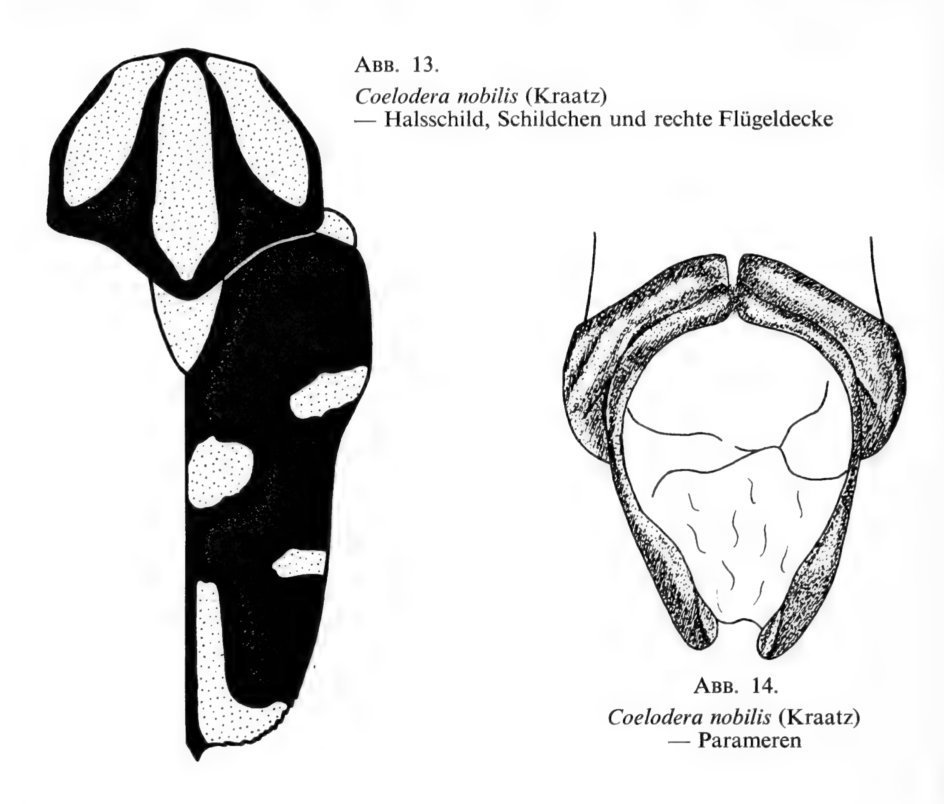


ABB. 13.
Coelodera nobilis (Kraatz)
— Halsschild, Schildchen und rechte Flügeldecke

ABB. 14.
Coelodera nobilis (Kraatz)
— Parameren

sehr breit und flach gewölbt, viel breiter und stumpfer als bei *C. penicillata* Hope. Der Mesosternalprocessus gewölbt, viel schmäler und stärker vortretend als bei der genannten Art, etwas knopfförmig und an der Basis stark eingeschnürt, hinter der feinen Basalnahtlinie ohne eingedrückter Querlinie. Das Abdomen ohne Bauchfurche. Bei den ♂♂ das 6. Sternit sehr kurz und der untere Rand des Pygidiums schmal und einfach. Bei dem ♀ der Halsschild in der Mitte des Seitenrandes stärker stumpfwinkelig und im hinteren Teil mehr parallel, hier der Seitenrand leicht ausgeschweift. Das 6. Sternit normal lang, mit grober querkritzeliger Skulptur. Die Vorderschienen breiter. Der obere Endsporen der Hinterschienen parallel und am Ende abgestutzt (bei den ♂♂ zugespitzt). Länge 21 bis 23 mm.

Der Paramerenbau dem Typus der meisten *Coelodera*-Arten entsprechend und namentlich jenen der *C. mearsi* (West.) ähnlich. Der Endabschnitt wie bei dieser Art nur mit schräge betrachtet stumpf angedeuteten apikalen Seitenzahn. Die Arme des Endabschnittes im Apikalteil verbreitert.

Verbreitung: Die Art ist bisher nur von Celebes bekannt.

Untersuchtes Material: Celebes, ohne näheren Fundort 1 ♂. — Tondano 1 ♂, 1 ♀.

Coelodera praenobilis (Kraatz), 1895

Dt. ent. Z., p. 378 (*Macronota*).

Diese Art blieb mir in Natur unbekannt und ich wiedergebe hier die Originalbeschreibung:

„Viridi-aenea, nitida, supra aurantiaca, capite media basi carinata, utrinque tenuiter flavo-piloso, thorace longitudinaliter posterius latius impresso, scutello, elytrorum maculis lateralibus 2, suturali media apicalique extrorsum curvata flavis, pygidio dense fortiter ruguloso, macula magna media oblonga ochracea, abdominis segmentis 4 primis apice fascia flavo-pilosa, fascia prima ceteris longiore. Long. 21 mill.

Der *Macronota diardi* von Java und Borneo recht ähnlich gezeichnet, aber merklich kleiner; der mittlere Eindruck auf dem Thorax tiefer und nach hinten weniger verbreitert; er, sowie die Seiten des Halsschildes viel stärker punktiert, nicht gelb behaart, die gelben Flecke der Fld. ganz ähnlich gestellt, der Nahtfleck an der Spitze aber mit dem Fleck vor der Spitze vereinigt, was bei *diardi* nur selten der Fall ist; das Scutellum dicht gelb behaart. Die Fühler sind bräunlich. Der Kopf ist viel stärker punktiert als bei *diardi*, die erhabene Scheitellinie ist stärker, der Raum jederseits kaum gelb behaart. Die Oberseite des Halsschildes und der Fld. ist glänzender als bei *diardi* und hat einen lebhaften goldenen Anflug, von dem bei *diardi* nur selten eine Spur vorhanden ist. Der mittlere Eindruck auf dem Thorax ist tiefer als bei *diardi*, stärker punktiert, nicht gelb behaart; auch die tiefer punktierten Seiten des Halsschildes sind kaum behaart. Dagegen ist das Scutellum dicht gelb behaart. Die dunkelbraunen Fld. haben einen lebhafteren rotgoldenen Anflug; der Fleck vor der Spitze liegt bei *diardi* weiter von derselben entfernt als bei *praenobilis*. Die Unterseite ist ähnlich gefärbt wie bei *trisulcata*, d.h. mehr grünlich, weniger bräunlich als bei *diardi*. Das Pygidium ist ähnlich skulptiert wie bei *trisulcata*, der gelbe Fleck kleiner. Die Vorderschienen des ♀ sind scharf dreizähnig. Ein ♀ von Prof. Kükenthal 1894 in Minahassa auf Celebes gesammelt, im Senckenbergischen Museum in Frankfurt a.M. Ich habe diese Art beschrieben, da sie wegen ihrer Ähnlichkeit mit *Macr. diardi* leicht kenntlich ist, obwohl ich sonst nur Arten beschreiben pflege, die in meinem Besitze sind.

Macr. nobilis Kr. von Celebes von gleicher Grösse hat 3 gelbe Längsbinden auf dem Thorax und ist nigro-aenea mit glatten Fld."

Eine Photographie des Typus publizierte E. FRANZ (Senckenbergiana, XXII, 1940, Tab. I, Fig. 7).

Coelodera mearsi (Westwood), 1842

Arc. Ent. I, p. 104, t. 28, f. 3, 3*a-b* (*Macronota*). — SCHOCH, 1895: 138. — ARROW, 1910: 44.

Der *C. penicillata* Hope sehr ähnlich und nahestehend. Kopf und Halsschild dunkel grünlichmetallisch, ersterer oft mehr kupfrig, selten beide Teile dunkel erzkupfrig. Die Tomentzeichnung ganz wie bei *C. penicillata* Hope, doch wie die Pubeszenz meist gelblichweiss oder hellgelblich, seltener hell orange. Die hintere Diskalmakel der Flügeldecken kleiner als die vordere, meist etwas in die Länge gezogen und immer von der Apikalmakel gesondert. Beide Lateralmakeln auf den Flügeldecken fast immer vorhanden, die subhumerale schräge oder kleiner und rundlich, die postmediale meist quer, selten sehr klein oder fehlend. Das Schildchen fast ganz hellfilzig. Auf der Unterseite bei den ♂♂ die Prosternalpleuren, Mesosternalpleuren, Metaepisternen, der seitliche Teil des Vorderrandes des Metasternums (zuweilen auch eine Makel in den seitlichen Hinterecken), der seitliche Teil der Hinterhüften (oder hier mit grosser querer Makel) und je eine grosse Quermakel am seitlichen Teil des Hinterrandes des 1.—4. Sternites, endlich beiderseits eine breite Querbinde oder Quermakel am 5. Sternit hellfilzig. Bei den ♀♀ sind die Prosternalpleuren nur am vorderen Teil tomentiert und das 5. Sternit ohne Binden. Die Diskalwülste des Halsschildes breit, viel breiter und stumpfer als bei *C. penicillata* Hope, daher die hellfilzigen Flächen kleiner. Hinter der feinen doppelbuchtigen Basalnahtlinie des Mesosternalprocessus mit scharf eingeschnittener, dicht und lang bewimperter gebogener Querlinie. Das Abdomen auch in der Mitte, wenigstens am 3. und 4. Sternit, zuweilen grösstenteils reichlich punktiert und lang behaart, seltener bei den ♀♀ in der Mitte mehr oder minder glatt und kahl. Der Bauch bei den ♀♀ einfach gewölbt, bei den ♂♂ mit schwacher oder nur angedeuteter Bauchimpression. Die Fühlerfahne bei den ♂♂ länger als bei den ♀♀. Länge 20 bis 24,5 mm.

Die Parameren der *C. penicillata* Hope ähnlich, etwas weniger breit, der Basalteil seitlich am Ende mehr gewinkelt, im Basalteil die verwachsenen dorsalen Innenränder länger. Der Endabschnitt seitlich mehr gerundet und die apikalen Seitenzähne wenig ausgebildet, von oben nicht oder kaum sichtbar.

Verbreitung: Nepal, Sikkim, Assam.

Untersuchtes Material: Himalaya 1 ♂, 3 ♀♀. — Himalaya-Mt. Everest (teilweise leg. Plason) 3 ♂♂, 3 ♀♀. — Nepal 1 ♀. — Sikkim 4 ♂♂, 8 ♀♀. — Sikkim-

Himalaya 4 ♂♂, 2 ♀♀. — Sikkim-Kurseong 1 ♀. — Sikkim Environs de Kurseong (Leg. R. P. Bretaudeau) 1 ♀. — Sikkim-Darjeeling (Leg. Fruhstorfer) 1 ♂, 2 ♀♀. — Pedong bei Darjeeling 14 ♂♂, 17 ♀♀. — Assam 1 ♀. — Assam-Cachar 1 ♀.

Auffallend sind zwei ♂♂ aus Assam und Assam-Cachar welche in der orang-

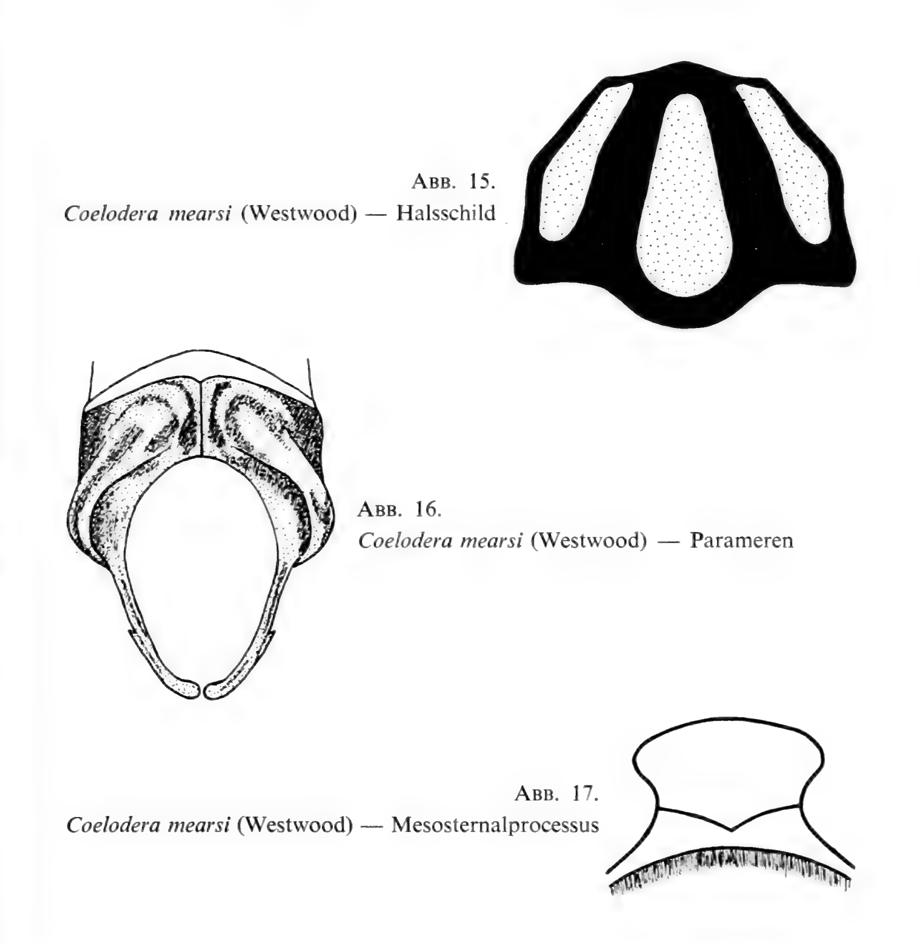


ABB. 15.
Coelodera mearsi (Westwood) — Halsschild

ABB. 16.
Coelodera mearsi (Westwood) — Parameren

ABB. 17.
Coelodera mearsi (Westwood) — Mesosternalprocessus

farbigen Tomentzeichnung der Oberseite und schmalen Diskalwülsten des Halsschildes sehr der *C. penicillata* Hope gleichen. Die Bauchfurche kräftig, am 2. und 3. Sternit in der Mitte mit längstropfenförmiger hellfilziger Makel. Die Fühlerfahne etwas kürzer. Sonst im Paramerenbau, der bewimperten scharfen Querlinie hinter dem Mesosternalprocessus etc. ganz wie *C. mearsi* (West.). Es handelt sich jedoch wohl um keine Übergangsexemplare zur *C. penicillata* Hope und die wahre systematische Natur dieser Tiere bleibt ohne grösseres Material vorläufig ungeklärt.

Coelodera penicillata Hope, 1831

in: GRAY, *Zool. Miscell.*, p. 25. — BURMEISTER, 1842: 321. — SCHOCH, 1896, Mitt. schweiz. ent. Ges. IX, p. 378. — ARROW, 1910: 44. — *dives* Gory-Percheron, 1833, Mon. Céton., p. 314, t. 61, f. 6 (*Macronota*).

Schwarz oder pechschwarz, auf der Unterseite und den Beinen mit oder ohne leichten erzkupfrigen oder grünlichen Schimmer. Kopf und Halsschild dunkel erzfarben oder erzkupfrig, zuweilen stellenweise mit leichten grünlichen Reflexen. Die Fühler rostbraun. Die umfangreiche und sehr dicht tomentierte Zeichnung, ebenso die Pubeszenz mehr oder minder lebhaft orangegelb. Der Kopf beiderseits mit sehr breiter, vorne abgekürzter und zugespitzter Längsbinde. Der Halsschild ausser dem breiten Basalrand, den Seitenrandleisten und schmalen, nach vorne stark konvergierenden, leistenförmig erhabenen, glatten Diskalwülsten ganz hellfilzig, ebenso das Schildchen, doch die Seitenränder im basalen Teil kahl und schwarz wodurch der helle Filz eine pfeilförmige Zeichnung bildet. Die Flügeldeckenzeichnung weit grösser als bei *C. diardi* (Gory-Perch.), *C. alveata* (Jans.), *C. trisulcata* (Gory-Perch.) etc. Die vordere Diskalmakel sehr gross, schräge-eckig, die hintere Diskalmakel meist etwas kleiner und zuweilen mehr in die Länge gezogen. Die Apikalmakel auf den Spitzenrand gerückt, isoliert, gross, quer, etwas halbmondförmig, sehr selten mit der hinteren Diskalmakel verbunden. Von den beiden Lateralmakeln die vorderen vom Rand entfernt, meist klein oder geschwunden, die hinteren meist grösser und quer, zuweilen rundlich oder klein; bei den ♀♀ sind die Lateralmakeln oft etwas grösser. Das Pygidium ausser seitlich fast ganz hellfilzig. Auf der Unterseite die Pro- und Mesosternalpleuren (oder letztere nur am hinteren Teil), der seitliche Teil des Vorderrandes des Metasternums, die Metaepisternen (oder nur eine Makel vorne und hinten), eine grosse Makel seitlich auf den Hinterhüften und je eine Quermakel seitlich am 1.—4.Sternit (welche sich am Hinterrand der Sternite bindenförmig nach oben fortsetzen), endlich eine meist kleine (selten grosse und quere) Makel beiderseits am 5. Sternit hellfilzig.

Der Kopf mit reichlicher und grober Punktur und reichlich und lang aufstehend behaart, mit kräftiger glatter Medianschwiele. Der Halsschild bei den ♂♂ von der Basis zu der leicht stumpfwinkeligen Mitte des Seitenrandes schwächer, dann zu den Vorderecken stark verengt, der hintere Teil des Seitenrandes mit oder ohne leichter Ausbuchtung. Bei den ♀♀ ist der Halsschild im hinteren Teil weniger verengt, daher breiter erscheinend, der Seitenrand in der Mitte stärker gewinkelt, im hinteren Teil ausgebuchtet. Der Halsschild ausser den genannten glatten Teilen mit dichter und grober (doch vom Toment verdeckter) Punktur und reichlicher aufstehender Behaarung. Die Flügeldecken am seitlichen Teil mit grober, irregulär-querkritzeliger Skulptur. Die Diskalimpressionen besonders

im vorderen Teil sehr breit, mit scharf und schräge begrenzten Vorderrand, mit einigen eingerissenen Streifen, zwischen diesen mit feinen gereihten Punkten. Die Diskalrippen viel schmäler als bei den vorhergehenden Arten (ausser *C. mearsi* (Westw.)), stumpf erhaben, in der Mitte der Länge der Diskalimpression

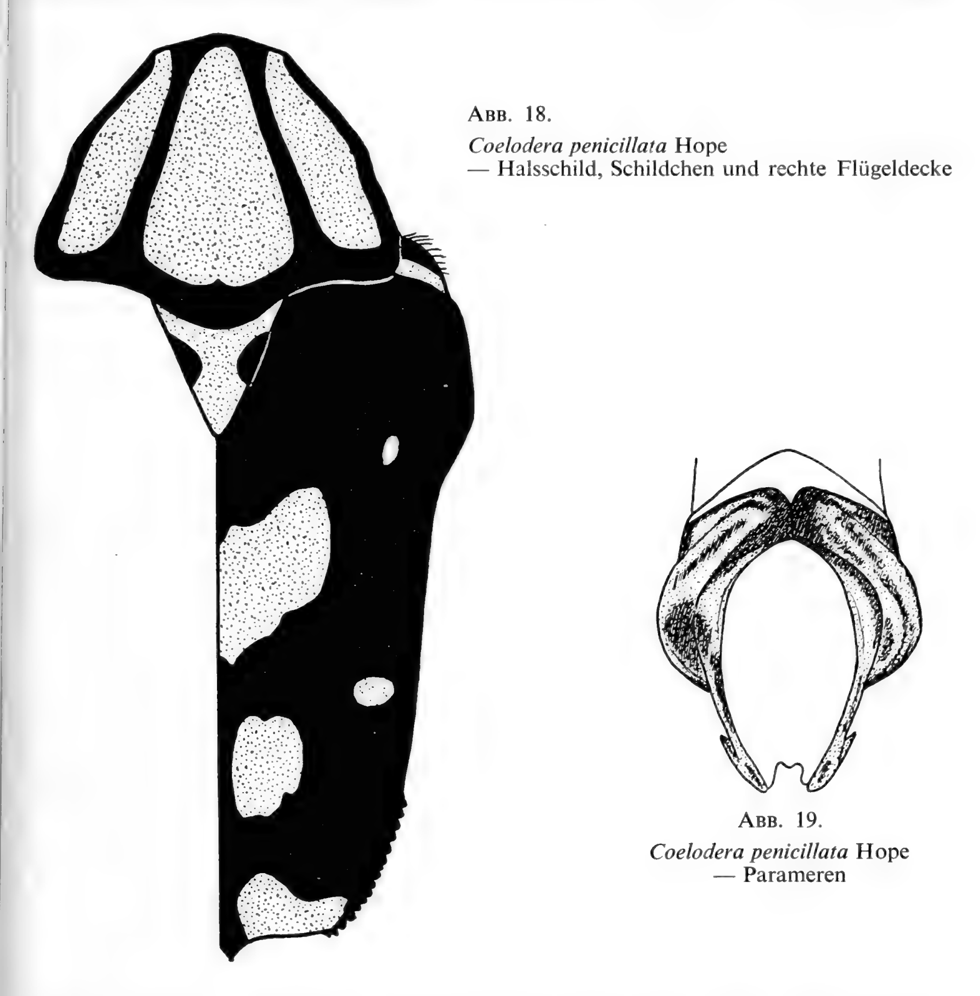


ABB. 18.
Coelodera penicillata Hope
— Halsschild, Schildchen und rechte Flügeldecke

ABB. 19.
Coelodera penicillata Hope
— Parameren

leicht gebuchtet. Das Nahtende kurz spitz vortretend. Die Flügeldecken in den Diskalimpressionen lang und reichlich, am Apex lang und dicht, am seitlichen grobkritzeligen Teil kürzer beborstet. Das Pygidium mit sehr langer und dichter aufstehender lebhaft oranger Behaarung. Der Mesosternalprocessus flach, kurz, stark quer, nur wenig vortretend, an der Basis mässig eingeschnürt, hinter der feinen doppelbuchtigen Basalnahtlinie ohne scharf eingeschnittene Querlinie. Die sternale Pubeszenz lang und reichlich, am Seitenteil des Abdomens auf den Makeln sehr lang und dicht. Das Abdomen bei den ♀♀ einfach gewölbt, bei den ♂♂ am

2.—4. Sternit mit angedeuteter oder mehr oder minder ausgebildeter Bauchimpression. Länge 22 bis 25 mm.

Der Paramerenbau entspricht dem Typus der meisten *Coelodera*-Arten. Der sehr breite Basalteil seitlich breit gerundet endend. Die Arme des Endteiles zur Spitze ziemlich gerade konvergierend, die apikalen Seitenzähne scharf, nach hinten gerichtet und von oben sichtbar. Der verwachsene basale Teil der dorsalen Innenränder kürzer als bei *C. mearsi* (West.).

Verbreitung: Nepal, Sikkim, Assam, Manipur, Burma, ? Tonkin.

Untersuchtes Material: Himalaya 1 ♀. — Nepal 1 ♂, 1 ♀. — Sikkim (Leg. Fruhstorfer) 1 ♂. — Sikkim-Darjeeling 1 ♂. — Himalaya-Darjeeling 1 ♂. — Pedong bei Darjeeling 4 ♂♂, 4 ♀♀. — British Bootang (Leg. L. Durel 1899) 2 ♂♂. — Malabar 1 ♂. — Tonkin-Chapa (Leg. Jeanvoine, 1.V.1918) 1 ♂. Letzterer Fundort ist vielleicht falsch und durch Fundortzettel-Verwechselung entstanden.

Coelodera penicillata Hope ssp. **nigroscutellaris** Moser, 1901

Berl. ent. Z., XLVI, p. 527.

Mit der typischen *C. penicillata* Hope sehr übereinstimmend, doch das Schildchen ohne hellen Filz, schwarz. Die vordere Diskalmakel der Flügeldecken schräge-eckig oder rundlich-viereckig, die hintere nicht in die Länge gezogen und meist nicht oder kaum kleiner, von der Apikalmakel stets getrennt. Die beiden seitlichen Makeln der Flügeldecken sind bei allen vorliegenden Tieren vorhanden, gut ausgebildet, mehr oder minder quer, zuweilen gross und rundlich. Die Flügeldeckenpubeszenz auch am Seitenteil reichlich und namentlich in den Diskalimpressionen und am Apex recht lang. Das 5. Sternit meist ohne, selten mit kleinen Makeln. Am 3. Sternit bei den ♂♂ in der Mitte zuweilen mit hellfilzigen Längsstreifen. Die Prosternalpleuren bei den ♀♀ nur am vorderen Teil tomentiert. Hinter der feinen doppelbuchtigen Basalnaht des Mesosternalprocessus ohne scharfe eingeschnittene Querlinie. Länge 24 bis 26 mm.

Die Parameren der typischen *C. penicillata* Hope sehr ähnlich, die Arme des Endabschnittes an der Spitze leicht nach innen gebogen.

Verbreitung: Tonkin, Süd-China.

Untersuchtes Material: Tonkin-Montes Mauson 2—3000′ (Leg. Fruhstorfer) 7 ♂♂ (darunter der Typus, Mus. Humboldt, Berlin), 9 ♀♀. — Yunling Shan-Kuatung 1 ♂. — Kuatun (2300 m; 27,40 n.B., 117, 40 ö.L, Fukien. Leg. Klapperich, 18. und 24.VIII.1938) 1 ♂, 1 ♀.

Wurde als eigene Art beschrieben, doch von Paulian unbegründet als einfaches Synonym zur *C. penicillata* Hope gezogen.

Coelodera penicillata Hope ssp. **formosana** Moser, 1910

Dt. ent. Z., p. 297.

Ganz wie die ssp. *nigroscutellaris* Mos. Das Schildchen ebenfalls ohne Toment, doch die hintere Diskalmakel der Flügeldecken längs der Naht breit mit der Apikalmakel verbunden. Zuweilen hengen auch die beiden Diskalmakeln längs der Naht zusammen. Beide Seitenmakeln der Flügeldecken meist gross und rundlich. Hinter der feinen doppelbuchtigen Basalnaht des Mesosternalprocessus mit scharf eingeschnittener Querlinie. Länge 24 bis 27 mm.

Die Parameren der ssp. *nigroscutellaris* Mos. sehr ähnlich, doch die apikalen Seitenzähne noch kräftiger, spitze Dornhaken bildend.

Verbreitung: Taiwan.

Untersuchtes Material: Taiwan, ohne näheren Fundort 2 ♀♀. — C. Taiwan Puli (V.1961 und 10.VI.1964) 5 ♂♂, 2 ♀♀. — C. Taiwan-Mandaisha 1 ♂. — Kosempo (Leg. Sauter, 24.VI.1930) 1 ♀. — Tamari, Taito 1 ♀. — Hori (16.VIII.1935 und VII.1947) 1 ♂, 1 ♀. — Taiheizan, Makurei (Leg. S. Mixamoto, 18.VII.1950) 1 ♀.

Abb. 20. *Coelodera penicillata* Hope ssp. *formosana* Moser — Rechte Flügeldecke

Folgende zwei, wohl sehr nahestehende Arten blieben mir in Natur leider unbekannt und konnten ungeachtet der Ausführlichkeit der Beschreibungen nicht gut in die Bestimmungstabelle eingeschalten werden. Von einer dieser Arten (*C. vitalisi* Bourg.) wiedergebe ich die von Paulian gegebene Beschreibung, von der anderen (*C. lepesmei* Ruter) die Originalbeschreibung welche sich im Druck befindet.

Coelodera vitalisi Bourgoin, 1924

Bull. Soc. ent. Fr.: 137. — Paulian, 1960: 12 (148).

„Long. 17 à 19 mm. — Corps un peu convexe, vert émeraude vif, très luisant, avant-corps à assez éparse et courte pubescence rousse dressée; élytres glabres; pygidium avec une tache médiane jaune, tout le pygidium à longue pubescence rousse dressée, épimères mésosternaux, épisternes et épimères métasternaux, une tache sur le côté des quatre premiers sternites jaunes et à dense pubescence rousse, couchée, longue; fémurs à assez longue pubescence rousse sur la marge

interne. Tête nettement élargie à l'avant en courbe, apex largement échancré; toute la surface à forte et dense ponctuation, sauf un relief longitudinal médian obtus, lisse. Pronotum transverse, à côtés subparallèles, obtusément anguleux au premier tiers et nettement convergents en avant; angles postérieurs droits, lobe médian assez saillant mais très largement arrondi; disque du thorax avec très large sillon, couvert, sauf le long de la base, d'une dense et assez forte ponctuation; côtés du disque en côtes relevées, lisses, convergentes vers l'avant où elles se fondent dans une ligne transverse lisse; côtés de ces côtes avec une dépression allongée, couverte de très denses points un peu plus fins que ceux du milieu du disque. Écusson en triangle allongé, profondément déprimé au milieu, à nombreux points forts à la base, quelques points épars à l'apex. Élytres allongés, découvrant bien les côtés de l'abdomen, nettement rétrécis sous l'épaule, fortement déprimés le long de la suture; côtés et apex densément striolés en travers vers l'arrière, les points écartés à l'épaule; dépressions suturales avec de fines lignes longitudinales parallèles en arrière. Pygidium à très dense ponctuation. Face sternale lisse, sauf quelques points moyens sur les côtés. Tibias intermédiaires avec une forte épine marginale externe médiane. Tibias postérieurs inermes en dehors, avec des digitations très aiguës et très grêles sur la troncature apicale.

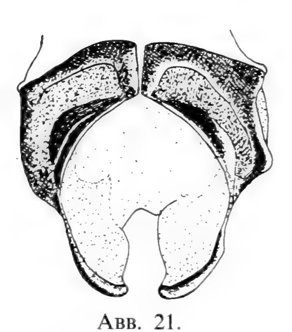


ABB. 21.
Coelodera vitalisi Bourgoin — Parameren (nach Ruter)

♂. Massue antennaire plus grande. Abdomen très faiblement aplati au milieu. Pygidium avec une tache basilaire en V très ouvert. ♀. Massue antennaire petite. Éperon terminal supérieur des tibias postérieurs très long, bifide à l'apex. Tache médiane du pygidium ovalaire.

Cochinchine: Dalat, avril-juin.

Nous rattachons avec doute à cette espèce deux exemplaires locotypiques de la collection Ruter, qui diffèrent de la diagnose succincte de BOURGOIN par l'absence de taches sur le dessus, mais auxquels pourtant s'appliquent fort bien les quelques indications qu'il donne; sa parenté avec *M. trisulcata* G. et P. est évidente.

La tache pygidiale en V fait défaut sur le type ♂ d'après ARROW (in litt.)."

Der Bau des Mesosternalprocessus ist nach der Abbildung von PAULIAN (l.c., p. 19 (155)) sehr jenen der *C. penicillata* Hope ähnlich.

Coelodera lepesmei Ruter, 1971

im Druck.*

„Long.: 17-19 mm., larg. max.: 10-11 mm.

Espèce appartenant au genre *Coilodera* Hope (*Coelodera* auct.) dans le sens qui lui est dévolu dans le « Catalogus » de SCHENKLING et, plus précisément, au groupe de *Coilodera vitalisi* Bourgoin, sensu PAULIAN.

En entier d'un beau vert très luisant, maculé de jaune sur le pygidium et les côtés de la poitrine et des sternites, les macules des sternites se prolongeant sur leur extrémité latéro-dorsale, et par conséquent visibles de dessus.

Clypéus aussi long que large, obtusément échancré au sommet, ses angles largement arrondis, ses côtés rétrécis en arrière, le milieu du front bombé, occupé par une élévation caréniforme obtuse, lisse et imponctuée, se prolongeant sur le vertex et sur la partie médiane du clypéus; ponctuation clypéale forte, irrégulière et peu serrée en avant et sur la partie moyenne des côtés, condensée, forte, confuse et confluente dans les dépressions latérales.

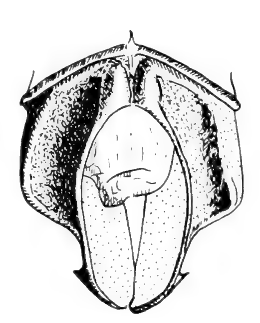


ABB. 22.
Coelodera lepesmei Ruter — Parameren (nach Ruter)

Pronotum non rebordé latéralement, pourvu dans ses dépressions latérales et discale — sauf dans les parties basale et médiane de cette dernière — d'une ponctuation piligère assez forte et très serrée émettant une courte pubescence rousse dressée, bien appréciable de profil.

Ecusson glabre et imponctué, à l'exception de son extrême base, bordée d'une pubescence finement piligère. Face supérieure des mésépimères presque imponctuée.

Elytres glabres, sauf à leur extrême sommet, qui présente une pubescence rousse, fine et espacée. Sculpture médio-discale réduite à 4 ou 5 stries gravées équidistantes, occupant la dépression post-médiane des élytres, les stries 1 à 3 constituées de traits plus ou moins longs, la 4^{e} souvent creusée en sillon continu et la 5^{e}, quand elle existe, abrégée à ses extrémités et souvent réduite à une ligne ponctuée. Côtés des élytres obliquement et peu densément striés en arrière du milieu, les stries se transformant dans les angles apicaux en rides rugueuses et confluentes entamant le bord postérieur des calus apicaux et, dans la déclivité apicale, en simples traits gravés obliques. Elytres rebordés, le rebord serratulé dans son 1/4 apical. Angles suturaux brièvement acuminés.

Extrémité latéro-dorsale des sternites, propygidium et pygidium densément recouverts d'une longue pubescence jaune ou rousse. Macule pygidiale transver-

* Inzwischen erschienen: Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.) 8 (1), 1972, p. 63.

sale, en triangle large inversé dont la base épouse celle du pygidium, sauf ses angles, et dont le sommet est arrondi et atteint parfois les 3/4 de la longueur médiane du sclérite.

Saillie mésosternale courte, large, tronquée au sommet, limitée en arrière par un fin sillon transversal. Angles postéro-externes des metacoxae prolongés en pointes aiguës. Métasternum glabre et imponctué sauf dans ses zones marginales, marqué en son milieu d'un fin sillon longitudinal noir. Metacoxae finement et assez densément ponctuées. Milieu de l'abdomen glabre et imponctué. Pubescence des zones ponctuées ou tomenteuses du dessous, de même que celle du bord interne des fémurs, longue, jaune ou rousse.

Protibiae bidentés chez le ♂, tridentés chez la ♀.

♂, abdomen légèrement déprimé. Paramères de l'édéage larges et courts, leurs bords internes largement cintrés et relevés verticalement, leur tranche de ce fait seule visible de dessus, angles apicaux externes légèrement abaissés, brièvement prolongés en pointes aiguës disposées en oblique, ce qui, notamment, différencie immédiatement *lepesmei* de *vitalisi*.

Holotype ♂, Vietnam: Dalat, VI.1927, P. Lepesme leg. (ma coll.). Allotype ♀, Vietnam: Cochinchinae, Giaray, V.1944 (coll. Mus. Paris), Paratypes ♀♀: Giaray et Vietnam; Haut Dong-Nai, Blao, 800 m., 1947, Dessum (ma coll.)."

KATALOG DER COELODERA-ARTEN

1. *nyassica* (Kraatz) Nias. (Syn.: *niasica* Schoch)
2. *kalimantanica* nov. sp. Borneo.
3. *diardi* (Gory-Percheron) Sumatra, Java, ? Borneo. (Syn.: *sumatrana* Heller, *humeralis* Heller, *waltheri* Heller, *maindroni* Bourgoin)
4. *helleri* nov. sp. Borneo, Sumatra, Java. (Syn.: *diardi* auct.)
5. *pseudoalveata* Mikšić Borneo.
6. *alveata* (Janson) Sumatra, Borneo.
7. *trisulcata* (Gory-Percheron) Java, ? ? Sumatra, ? ? Borneo.
8. *nobilis* (Kraatz) Celebes.
9. *praenobilis* (Kraatz) Celebes.
10. *mearsi* (Westwood) Nepal, Sikkim, Assam.
11. *penicillata* Hope Nepal, Sikkim, Assam, Manipur, Burma, ? Tonkin. (Syn.: *dives* Gory-Percheron).
    ssp. *nigroscutellaris* Moser Tonkin, Süd-China.
    ssp. *formosana* Moser Taiwan.
12. *vitalisi* Bourgoin „Cochinchina".
13. *lepesmei* Ruter Vietnam.

LITERATUR

ARROW, G. J. 1910. *The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Coleoptera-Lamellicornia (Cetoniinae and Dynastinae)*. London.

BOURGOIN, A. 1916. *Description de trois Macronota nouveaux*. Bull. Soc. ent. Fr.: 133-137.

BURMEISTER, H. 1842. *Handbuch der Entolomogie*. III. Berlin.

HELLER, K. M. 1915. *Macronota (Coelodera) diardi G. P. und niasica Schoch*. Ent. Bl. 4/6: 83-86.

PAULIAN, R. 1960. *Coléoptères Scarabéides de l'Indochine (Rutélines et Cétonines)*. Ann. Soc. ent. Fr. 129: 1-87 (137-223).

SCHENKLING, S. 1921. *Scarabaeidae : Cetoninae. Coleopterorum Catalogus*. Pars 72. Berlin.

SCHOCH, G. 1895. *Die Genera und Spezies meiner Cetonidensammlung*. I. Zürich.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 709
Tome 79, fasc. 2, n° 22: 709-774. — Septembre 1972

Normentafel zur Organogenese von Limnaea stagnalis *(Gastropoda, Pulmonata)* mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse

von

Rudolf CUMIN

aus Basel

Mit 23 Textabbildungen und 3 Tabellen

INHALTSÜBERSICHT

A. EINLEITUNG

In diversen Pulmonatenarbeiten sind vorwiegend die Organverhältnisse bei späteren Embryonalstadien diskutiert worden (Rabl, 1875, (Süsswasserpulmonaten); Fol, 1880 (Land- und Wasserpulmonaten); Meisenheimer, 1899 *(Limax)*; Wierzejski, 1905 *(Physa)*; Carrick, 1938 *(Agriolimax)*; Ghose, 1962 *(Achatina)*; Weiss, 1968 *(Decoceras)*). Wierzejski und Fol haben zusätzlich die Frühembryonalentwicklung in ihre Untersuchungen miteinbezogen. Rabl's Arbeit stellt einen Parallelfall zur Arbeit Wierzejski's dar, denn beide Autoren haben versucht, die Herkunft einzelner Organe durch die Untersuchung früher Furchungsstadien zu ermitteln (Cell-Lineage). Das Hauptaugenmerk ist in beiden Arbeiten auf die Darmgenese gerichtet. Die bereits vorhandenen Studien über die spätere Embryonalphase bei *Limnaea stagnalis* vermitteln keine lückenlose Gesamtübersicht, weil in den meisten Fällen nur die Entwicklung eines einzelnen Organkomplexes erläutert wird. Die nachfolgende Übersicht berücksichtigt die wenigen diesbezüglichen Arbeiten:

Lereboullet (1862): Embryologie (auf Habitus beschränkt)
Eisig (1869): Entwicklung der Geschlechtsorgane
Klotz (1889): Anatomie des Geschlechtsapparates
Nourry (1899): Embryologie (auf Habitus beschränkt)

HOFFMANN (1932): Radulabildung
WINSOR-WINSOR (1932): Das Auftreten von Zwillingen im Ei
BLOCH (1938): Mitteldarmdrüsenentwicklung
FRASER (1946): Entwicklung der Geschlechtsorgane
KOPSCH (1949): Züchten
HORSTMANN (1958): Sauerstoffverbrauch und Trockengewicht der Embryonen
RÉGONDAUD (1964): Entstehung des Nervensystems und der Lungenhöhle, Torsion
VAN DER STEEN-VAN DER MOVEN-JAGER (1969): Aufzucht

Limnaea stagnalis ist hauptsächlich frühembryonal sehr genau untersucht worden, und auch entwicklungsphysiologisch stellt *Limnaea* die bestuntersuchte Pulmonatenart dar. Die nachfolgend zitierten Arbeiten veranschaulichen die Konzentration auf die Frühembryonalentwicklung sehr deutlich:

Bereits KARSCH (1846) schildert sehr eingehend die Oogenese und gruppiert die Organogenese in verschiedene Hauptphasen. WOLFSON (1880) beschreibt die Furchungsstadien, das Velum und die Urniere. Dazu schildert er die Bildung der Schale, die Entstehung des Nervensystems und die Mitteldarmentwicklung. RAVEN (1946*a*) behandelt bei *Limnaea* die Entwicklung der Eizelle bis zur ersten Furchung. Neben morphologischen Prozessen, die während dieser Periode ablaufen, werden die physikalischen Veränderungen und die wechselnde chemische Zusammensetzung der Eizelle analysiert.

RAVEN knüpft in seiner folgenden Arbeit (1946*b*) bei der ersten Furchung an und schliesst seine Untersuchungen beim Praeveliger-Stadium ab. Auf die Organentwicklung im Embryo geht Raven nicht ein, dafür werden chemische Veränderungen, die in der Entwicklung parallel ablaufen, aufgezeigt.

BRETSCHNEIDER's Arbeit (1948) gibt speziell Auskunft über die Bildung der Eimasse bei *Limnaea.* Sie erklärt auch die Anatomie des Geschlechtsapparates und die Funktion der Gallerthülle.

MINGANTI (1950) vermittelt die Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Verteilung der Nucleinsäure und Phosphatase von der Eiablage bis zum Schlüpfmoment bei *Limnaea stagnalis.* Den transitorischen Organen werden dabei die definitiven Organe gegenübergestellt.

BRETSCHNEIDER und RAVEN (1951) schildern die strukturellen und topochemischen Veränderungen in der Eizelle von *Limnaea* während der Oogenese durch qualitative Methoden. Die gleichfalls durchgeführte quantitative Analyse gibt Auskunft über die Beziehung des vorhin genannten Differenzierungsvorgangs zum Wachstum der Eizelle.

JURA und GEORGE (1958) geben chemische Zusammensetzungen der Gallerthülle und der perivitellinen Flüssigkeit von *Limnaea*, *Succinea* und *Planorbis* an. Besonders hervorgehoben wird die Funktion der Gallerthülle.

ELBERS und BLUEMINK (1960) bestätigen RAVEN's Behauptung (1946*a*), dass vor der Gastrulation durch Pinocytose perivitelline Flüssigkeit an der Oberfläche der Blastomeren aufgenommen wird durch elektronenoptische Befunde. RAVEN

und VAN DER WAL (1964) haben den Aufbau des animalen Pols der Eizelle untersucht.

VERDONK's (1965) sehr ausführliche Arbeit gibt eine Beschreibung des Zellschicksals von der ersten Furchung bis zur späteren Embryonalperiode und deren Störung durch chemische Behandlung der Eier. Die Bildung der Kopfregion wird speziell berücksichtigt. UBBELS' Arbeit (1958) ist ganz auf den strukturellen Aufbau (Organellen) der sich entwickelnden Oozyte ausgerichtet.

UBBELS', BEZEM und RAVEN (1969) beschreiben den strukturellen Aufbau des Follikelepithels und versuchen die Abhängigkeit der Polarität und der Dorso-Ventralität des späteren Embryos von der subcorticalen Struktur der ungeteilten Eizelle bei *Limnaea peregra* nachzuweisen.

TIMMERMANS (1969) schildert die Bildung der Schale sehr ausführlich. Die vorliegende Arbeit soll in Ergänzung zur gutbekannten Frühentwicklung unter anderem die spätere Organogenese und die topographischen Veränderungen von *Limnaea stagnalis* schildern. Sie bildet damit eine verlässliche Grundlage, sowohl für weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an dieser leicht züchtbaren Art, als auch für Kurse. Sie scheint uns auch von Bedeutung, als Avertebraten-Normentafeln noch sehr selten sind. Die Zielsetzung schliesst auch das präzise Erfassen der Darmgenese mit ein, denn in allen grösseren Pumonaten-Arbeiten wurde das Hauptaugenmerk auf die recht komplizierte Mitteldarmentwicklung gerichtet. Alle Autoren schildern einen aus dem Urdarm entstandenen sogenannten Eiklarsack, der das vom Stomodäum her einströmende Eiklar verdaut. Die einen haben in der späten Embryonalzeit den Zerfall des Eiklarsacks gesehen, die andern einen auf geweblicher Transformation basierenden Übergang in die Mitteldarmdrüse des Adulttiers. RABL, 1875, *(Planorbis)*, MEISENHEIMER, 1898, *(Limax)*, WIERZEJSKI, 1905, *(Physa)*, FOL, 1879/80, (Wasserpulmonaten) und WEISS 1968, *(Deroceras)* beschreiben einen Epithelialisierungsprozess des Eiklarsacks (Eiklarsäcke) zu adultem Leberepithel. BLOCH, 1938, *(Limnaea)*, GHOSE, 1962*b* *(Achatina)*, WOLFSON, 1880, *(Limnaea)*, LANKESTER, 1874, *(Limnaea)* und CARRICK, 1938, *(Agriolimax)* betonen dagegen die Resorption des Eiklarsacks (Eiklarsäcke) durch die unabhängig von ihm aus den beiden Magenöffnungen auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien.

Die vorangegangene Gegenüberstellung fordert die klare Definition einzelner Begriffe:

1. Eiklar (bisher als Eiweiss, Albumin oder Deutolecith bezeichnet) ist die im perivitellinen Raum des Eis liegende, durch spezialisierte Oviduktdrüsen gebildete Nährflüssigkeit.

2. Eiklarzellen sind grosse, entodermale Vakuolenzellen, welche Eiklar aus dem Mitteldarmlumen aufnehmen. Sie bilden gemeinsam den sogenannten Eiklarsack.

3. Mitteldarmdrüsenepithelien sind aus bestehenden Magenöffnungen auswachsende Epithelien. Ihre Zellen enthalten primär kleine Eiklarvakuolen.
4. Der Enddarm stellt den durchwegs denselben Rohrquerschnitt aufweisenden entodermalen Darmabschnitt dar. Er erstreckt sich vom Magen bis zum Anus.
5. Mitteldarm wird der topographisch noch ungegliederte entoblastische Darmabschnitt genannt, der ursprünglich das Gastrallumen umschliesst und der sich später in den Magen und die zwei Säcke der Mitteldarmdrüse gliedert.

Einigen Studienfreunden danke ich für ihre Unterstützung. Peter Arni hat mir bei der Aufzucht der Schnecken geholfen. Elisabeth Banderet danke ich für viele technische Hinweise.

Herrn PD Dr. P. Fioroni gebührt für die Leitung der Arbeit mein grösster Dank.

B. MATERIAL UND METHODEN

Die in Weihern der Ziegelei Oberwil eingesammelten Limnaeen wurden in Glasaquarien ohne Wasserpflanzen gehalten. Die Reinigung und Sauerstoffversorgung des Wassers besorgte ein Glasfilter mit Watteeinsatz. Für die Aufzucht in einem Wärmeschrank mit der Normtemperatur 25° C mussten die Eier entsprechend der Methode von Raven (Utrecht) von der Gallerthülle befreit werden. Heiss ausgekochte Petrischalen, mit einem schmalen Agar-Agar-Band und destilliertem Wasser in seitlichen Agarlücken versehen, gewährten eine sterile Entwicklung der Eier. Durch tägliches Erneuern des destillierten Wassers liess sich eine Verpilzung der Eier verhindern.

Die Embryonen wurden vor der Fixierung in Wasser aus den Eiern herauspräpariert. Als Fixiermittel eigneten sich wässriger Bouin (Fixierdauer: 24 Stunden) und Sublimat-Eisessig nach Carrick (Fixierdauer: 5 Stunden) am besten. Beizufügen wäre, dass die Sublimat-Eisessig-Fixierung für Kopf-, Fuss- und Darmorgane ein einwandfreies histologisches Bild garantiert, während der Eiklarsack schlecht fixiert wird. Beim wässrigen Bouin verhält es sich gerade umgekehrt. Bis zum Praeveliger-Stadium (E3) reicht die Fixierung mit wässrigem Bouin aus. Für die darauffolgenden Stadien fixiert man am besten mit beiden Fixiermitteln.

Die Embryonen wurden über Isopropyl-Alkohol in Paraplast geführt. (Entwässerung bis Einbetten in Paraplast: Alk. 95% I, 15′ / Alk. 95% II, 15′ / Alk. 95% III, 15′ / Alk.abs. 15′ / IPP 3:1, 30′ / IPP 1:3, 30′ / Paraplast, 1 Stunde). Das Schneiden mit dem Schlittenmikrotom ergab vollständige Serien, wenn vor jedem Schnitt die Schnittfläche des eingespannten Blocks mit einem seifenwasserdurchtränkten Wattebausch betupft wurde. Die Schnittdicke betrug 5 μ und 7 μ.

An Färbemethoden wurden benützt: Saures Hämalaun (n. Mayer) mit Benzopurpurin als Gegenfärbung, Azan, Hämatoxylin-Eosin-Lichtgrün (Prenant) und die PAS-Methode (Mod. Anat. Basel). Für die Betäubung, sei es als Erleichterung der Lebendbeobachtungen, sei es vor dem Fixieren, hat sich MS 222 (Sandoz) als sehr nützlich erwiesen. (Konzentration: 0,5 gr. MS 222 in 20 ml Wasser).

Zur Herstellung der Zeichnungen wurde mit Hilfe des Mikroansatzes zum Leitz-Prado-Diaprojektor jeder Schnitt einer vollständigen Schnittserie (frontal) vergrössert

auf Kalkpapier übertragen. Diese bekannte Methode erlaubt eine recht genaue Rekonstruktion der topographischen Verhältnisse.

Die nachfolgende Normentafel erfasst die Stadien von der rotierenden Gastrula (E2) bis zur schlüpfreifen Schnecke (E11). Auf die schon von RAVEN (1946*a*, *b*) untersuchte frühembryonale Entwicklung wird nicht mehr eingegangen.

Die fortlaufenden Stadienbezeichnungen E2 bis E11 sind gleichbedeutend mit dem 2. Embryonaltag bis 11. Embryonaltag (= Schlüpftag), der bei Normtemperatur (25° C) aufgezogenen Embryonen. Die auf Grund von Rekonstruktionen herausgearbeiteten Darstellungen sollen eine plastische Vorstellung von den Lageverhältnissen der Organanlagen vermitteln. Es wird dazu, ausgenommen Stadium E5 und E7, die Einsicht von schräg rechts oben gewählt. In den Schnittbildern sind bewusst zur klaren topographischen Orientierung die Zellstrukturen durch Schraffierungen ersetzt worden.

C. BIOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN

Die vorliegenden Untersuchungen erlauben, einige Ergänzungen zu den Angaben BLOCH's (1938) zu liefern.

1. DER LAICH VON LIMNAEA STAGNALIS

Eiablage: Im Frühjahr 1969 konnte mehrmals das Laichen verfolgt werden. Die Schnecken haften dabei mit Schleimfäden an der Aquarienwand und bringen ihr Gehäuse in Horizontalstellung. Daraufhin beginnen sie mit rhythmischen Pressbewegungen, wobei die Mundregion bis zum Fussende durchgebogen wird. Als Folge des Pressens erscheint die abgerundete Spitze der Gallerthülle. Mit zunehmender Länge der Gallerthülle schweben die von der Unterlage losgelösten Schnecken langsam nach oben. Für die Ablage eines 2,8 cm langen Laichs mit 34 Totaleiern werden 9 Minuten benötigt. Zur Freigabe der Gallerthülle ziehen sich die Schnecken in die Mantelhöhle zurück, führen verhältnismässig rasche Drehbewegungen mit dem Fuss durch, die einen Abschluss-Pfropfen entstehen lassen und treiben dann zur Wasseroberfläche. An der Aquarienwand haftend bleibt der schon von NEKRASSOW (1929) geschilderte, flache, gestreckte Laich von trübem Aussehen zurück. Das Aufquellen zur klaren Gallerte, das unter Wasseraufnahme geschieht, ist nach einer halben Stunde abgeschlossen.

Grösse der Gallerten und Totaleier: Die gemessene Länge der Laiche liegt zwischen 23 mm und 40 mm.

Die Totaleigrössen (Eizelle und perivitelline Flüssigkeit) die BLOCH (1938) angegeben hat, seien etwas präzisiert. Auf Grund unserer Ausmessungen gelten die BLOCH'schen Angaben 1,5 mm × 1 mm × 1 mm nur für mögliche Maximalgrössen von *Limnaea*-Totaleiern. Der Eizelldurchmesser 0,12 mm darf als Mittelwert akzeptiert werden. Als mittlerer Längenwert des Totaleis gelten die auch von NEKRASSOW bestimmten 1,3 mm. Das genaue Mittel aus 150 Totaleiern beträgt: 1,3 mm × 0,8 mm × 0,8 mm.

Anzahl der Totaleier: Im Laufe dieser Untersuchungen wurden 90 Laiche auf Petrischalen aufgezogen. Der kleinste enthielt 24, der grösste 134 Totaleier.

Die Totalverteilung auf die Laiche ergab folgende Aufstellung:

20— 40 Totaleier:	11 Laiche
40— 60 Totaleier:	26 Laiche
60— 70 Totaleier:	8 Laiche
70—100 Totaleier:	38 Laiche
100—140 Totaleier:	7 Laiche

Die Beobachtungen von Bloch, dass sich mit 2 Eizellen versehene Totaleier selten entwickeln, sind nicht bestätigt worden. Totaleier mit 2 Eizellen wurden, sorgfältig separiert von den überigen Totaleiern, bis zum Schlüpfen beobachtet. Hinzuzufügen ist freilich, dass Zwillings-Embryonen bis zum 8. Embryonaltag genau gleich gedeihen wie Einzelembryonen. Nachher ist die Grössenzunahme etwas bescheidener und die Zwillinge schlüpfen kleiner (Schalenlänge 1,0 mm gegenüber 1,2 mm von Einzelembryonen).

Embryonalzeit: Die Hauptlaichperiode dauert nach Bloch von März bis Juli. Die Laichablage bis in den Herbst hinein bezeichnet sie als von der Witterung abhängig. Meine Schnecken legten bei einer Wassertemperatur von 22° C (± 1° C) während zwei Jahren regelmässig von März bis November Eier ab. Die Aussage von Künkel (1908), dass zusätzlich auch im Winter die Eiablage erfolgen soll, kann auf Grund der vorliegenden Beobachtungen nicht bestätigt werden. Die durchschnittliche Dauer der Embryonalperiode von der Eiablage bis zum Zeitpunkt, in dem die Tiere die Gallerthülle verlassen, wird von Rabl (1875) unter günstigen Verhältnissen mit drei bis vier Wochen angegeben. Bloch präzisiert auf drei Wochen. Die Ausführungen von Rabl stimmen bestimmt nicht, diejenigen von Bloch treffen eher zu. Die Embryonalzeit in der bereits oben aufgeführten Wassertemperatur 22° C (± 1° C) beträgt 13 (+ 2) Tage, diejenige bei der Normtemperatur 25° C präzis 11 Tage. Bis zum 6. Postembryonaltag bleiben die Jungschnecken entweder in der Gallerthülle, von der sie fressen, oder sie verschaffen sich bereits zwei Tage nach dem Schlüpfen Zutritt zum Wasser.

2. Schlüpfen und Nahrungsaufnahme

Zeitliche Variabilität des Schlüpfens: Rabl (1875), Bloch (1938) und Bretschneider-Raven (1951) haben in ihren Arbeiten erwähnt, dass nicht alle Schnecken einer Gallerte zur selben Zeit schlüpfreif sind. Bretschneider-Raven weisen auf das unterschiedliche Ablagealter der Totaleier im Laich hin. Die ältesten Totaleier liegen im Laichvorderende. Zurückgestaffelt bis zum Laichhinterende schliessen die jüngeren und jüngsten Totaleier an. Nach Bretschneider-Raven schlüpfen die Jungschnecken des Laichvorderendes zuerst, diejenigen des Laichhinterendes zuletzt. Diese Schlüpfsequenz kann nicht bestätigt werden.

Zum Verständnis wird das kuppenförmige Ende des geradliniegen Laichs als Vorderende bezeichnet. Demzufolge liegt der Pfropfen am Hinterende. Wie schon Nekrassow (1928) erwähnt hat, sind die Totaleier in mehreren Lagen im Laich gleichmässig verteilt. Zuerst schlüpfen die Schnecken der sich in der Laichmitte befindenden, peripher gelagerten Totaleier. Einen Tag später befreien sich die zentral darunter liegenden, nun schlüpfreifen Jungschnecken, sowie diejenigen des gesamten Vorderendes von der Eihülle. Zwei Tage später haben auch die Schnecken des Hinterendes ihre eiinkluse Entwicklung abgeschlossen. Eine Abhängigkeit des Schlüpfmoments vom Zeitpunkt der Eiablage (vgl. Bretschneider-Raven, 1954) kann damit nicht nachgewiesen werden.

Erste Nahrungsaufnahme: Die geschlüpften Schnecken ernähren sich zuerst von der Gallerte, die ihnen bis zu diesem Zeitpunkt Schutz vor dem Vertrocknen geboten hat. Um ins Wasser zu gelangen, fressen sie sich durch die Gallerte hindurch und kriechen zur Wasseroberfläche. Die BLOCH'sche Angabe, dass die den Laich verlassenden Tiere ihre Lungenhöhle zunächst mit Wasser füllen sollen, konnte nicht bestätigt werden. Die schlüpfenden Jungschnecken weisen ein voll ausgebildetes, verschliessbares Atemloch auf, sie öffnen dies erstmals an der Wasseroberfläche, um Luft aufzunehmen. Es ist nicht einzusehen, warum das Tier eine mit Wasser gefüllte Lungenhöhle an die Oberfläche mitschleppen soll. Erstens würde das Gewicht durch das beträchtliche Ausmass der Lungenhöhle vergrössert, und zweitens müsste vor dem Luftholen zusätzlich eine Wasserentleerung stattfinden.

Erste pflanzliche Nahrung: Nach dem Luftholen sehen sich die Jungschnecken sofort nach Nahrung um. Die Versuchstiere fressen trotz ihren noch beträchtlichen Eiklarreserven sofort vom angebotenen Salat und scheiden bereits am andern Tag grünlichen Kot aus.

3. Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung im Ei

Normtemperatur: Die durch RAVEN (1946) ermittelte Normtemperatur 25° C entspricht der optimalen Temperatur. Man kann damit rechnen, dass von achtzig aufgezogenen Embryonen im Höchstfall deren fünf absterben. Zudem entwickeln sich die Embryonen gleichmässig und schlüpfen am gleichen Tag. BALDWIN (1935) gibt als günstigste Temperatur 28° C an. Wahrscheinlich spielen die örtlichen Bedingungen eine nicht unbedeutende Rolle. In Test-Petrischalen wurden die Temperaturen von 22° C bis 28° C einzeln überprüft, und folgende Ergebnisse ergaben sich:

Bei Temperaturen, die über oder unter 25° C liegen, stirbt ein Drittel der Embryonen am 4. Embryonaltag ab, die andern entwickeln sich ungleichmässig und schlüpfen auch nicht am selben Tag. Der grösste Prozentsatz der Embryonen die am 4. Embryonaltag sterben, erreichen normal das Praeveliger-Stadium (E3). Am darauffolgenden 4. Tag sind umfangreiche Missbildungen zu beobachten, indem entweder die prospektive Fussregion oder die Kopfblase eine unnatürliche Vergrösserung erfahren haben. Ein nicht weniger selten auftretender Fall ist das Zusammenschrumpfen des Eiklarsacks zu einem kleinen Klumpen. Höchst wahrscheinlich haben wir vom dritten zum vierten Embryonaltag eine kritische Entwicklungsphase vor uns, die selektiven Charakter aufweist.

D. NORMENTAFEL

I. 2. Embryonaltag (E2)

Habitus: Die kugelförmige späte Gastrula weist einen Durchmesser von 0.15 mm—0.2 mm auf. Sie rotiert in der perivitellinen Flüssigkeit rückwärts und vollführt in 1 Minute 45 Sekunden eine ganze Drehung. Das Stomodäum, das sich median vorn über der Aequatorialebene befindet, ist von aussen gut zu beobachten. Auch der Eiklarsack scheint als kompaktes Gebilde mit seinen lichtbrechenden Eiklarvakuolen durch.

Velum: Das Velum ist am Totalkeim noch nicht sichtbar, weil von der Scheitelplatte zur prospektiven, seitlich darunter verlaufenden Velumregion oberflächlich noch ein fliessender Uebergang besteht (Abb. 1). Im Schnitt hingegen sind deutlich sechs grosse Vakuolenzellen zu erkennen, die vom Stomodäum bis ans hintere Ende der Scheitelplattenunterkante aneinander gereiht sind. Ueber den hintersten zwei Vakuolenzellen liegen nochmals zwei, die durch ihre enorme Grösse auffallen. Dies sind die zwei Trochoblasten, die WIERZEJSKI (1905) für *Physa* und RAVEN (1946 und 1958) für *Limnaea* schon geschildert haben.

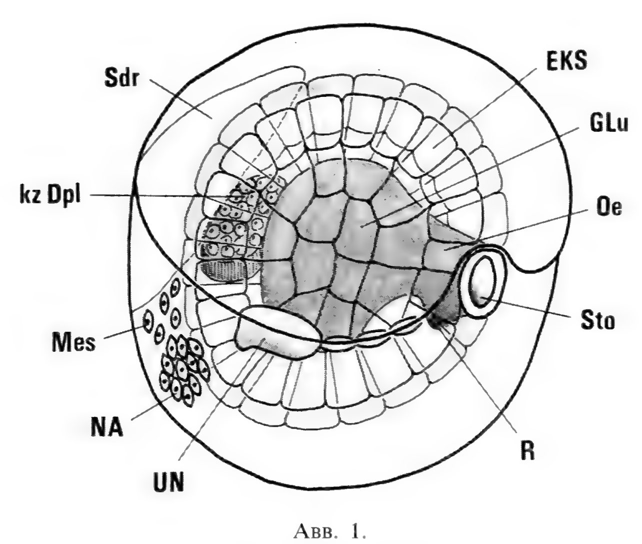


ABB. 1.
Embryonalstadium E2
(Durchmesser: 0,15—0,2 mm)

Sechs apikale transitorische Vakuolenzellen sind dorsal zwischen den Scheitelplatten bis vorn ans Stomodäum angelegt. Sie bilden eine Zweierkolonne, wobei die Zellen immer leicht gegeneinander verschoben sind. Von der vertikalen Hinterkante der Scheitelplatte bis zur Schalenanlage erstreckt sich der Vakuolenzellbereich der prospektiven Kopfblase.

Die horizontale Länge der Velumschicht beträgt 0,11 mm, die Breite und Tiefe je 0,2 mm. Die einzelnen Vakuolenzellen weisen basal einen rundlichen Riesenkern mit einem Durchmesser von 6μ auf, der einen Nukleolus, welcher ein Viertel des Kerndurchmessers ausmacht, und feine Chromatingrana enthält. Apikalwärts über dem Kern liegen zwei bis drei, vermutlich mit Eiklar (in Form feinster Tröpfchen) gefüllte Vakuolen. Die chemische Zusammensetzung des Vakuoleninhalts müsste noch genau untersucht werden, da mit den klassischen Färbemethoden Eiklar und Dotter gleich angefärbt werden.

Bewimperung: Die Apikalzone ist mit Cilien besetzt. Zusätzlich verläuft ein bewimperter zweireihiger Streifen vom Stomodäum als Vertikalstreifen nach unten.

Urniere: Von den vier paarig angelegten Zellen — zwei Exkretionszellen (= Haupt- oder Riesenzellen), eine Wimper- und eine Ausführzelle — sind die Exkretionszellen in ihrer Entwicklung am weitesten vorangeschritten. Sie liegen auf Höhe der Velarzone und sind zwischen diese und den Eiklarsack eingeordnet (Abb. 2). Die ausführende Zelle zeigt noch keine Oeffnung nach aussen. Von den Exkretionszellen läuft ein Band zusammenhängender Mesodermzellen bis zu den angedeuteten Anheftungszellen an der cephalen Unterkante der Scheitelplatte. Die Exkretionszellen haben schon ein kurzes Stück Urnierenkanal ausgebildet. In der Wimperzelle ist noch kein Urnierenkanal vorhanden.

Die Länge der mit einem Riesenkern von 10 μ Durchmesser versehenen Exkretionszellen beträgt 25 μ. Wie bei *Physa* (Wierzejski, 1905) und *Planorbis* (Rabl, 1875) entsteht auch bei *Limnaea* die gesamte Urniere rein mesodermal. Im Stadium E2 findet sich ein durchgehender Mesodermstreifen, der hufeisenförmig von der linken Scheitelplatte dem Eiklarsack entlang nach hinten, unter der Schalendrüse durch, und wieder nach vorn zur rechten Scheitelplatte in Erscheinung tritt. Die Mesodermzellen unterscheiden sich von dem Ektodermzellen deutlich durch ihr spezifisches Färbeverhalten. Mit Benzopurpurin wird das Cytoplasma der rundlichen Ektodermzellen dunkelorange, dasjenige der längsovalen, grösseren Mesodermzellen hellgelb-orange tingiert.

Definitive Niere: Caudal rechts unter der Schalendrüse formieren sich mehrere Mesodermzellen des oben genannten hufeisenförmigen, mesodermalen Streifens zu einem kleinen Zellhaufen, der die Anlage der definitiven mesodermalen Niere bildet (vgl. pg 732, Abb. 1).

Darmorgane

Stomodäum: Vorn median über der Aequatorialebene befindet sich das offene Stomodäum, dessen Oeffnung nur von Vakuolenzellen umgeben ist. Die grosse Oeffnung bildet eine Ellipse mit vertikal verlaufender Hauptachse.

Radula: An der Ventralseite der sehr umfangreichen Mundhöhle ist eine feine Ausstülpung angedeutet.

Oesophag: Der cephal durch den Eiklarsak durchgebrochene Oesophag verbindet als kurzes dickwandiges Rohr das Stomodäum direkt mit dem Mitteldarmlumen (Abb. 1, 2). Der dorsale cilientragende Wulst ist bereits voll ausgebildet.

Mitteldarm: Am caudalen Ende des Mitteldarmlumens liegt senkrecht zur Medianen, dicht vor der Schalendrüse, die schon von Bloch (1938), Rabl (1875)

und WIERZEJSKI (1905) geschilderte kleinzellige entodermale Darmplatte (Abb. 2, 21*b*). Sie besteht aus prismatischen oder zylindrischen Zellen; an vereinzelten Stellen sind noch Dottereinschlüsse vorhanden. Polygonale Eiklarzellen von auffallender Grösse umschliessen beinahe das gesamte Mitteldarmlumen (Gastralhöhle, Abb. 2). Die Eiklarzellen bilden den Eiklarsack. Sie sind entodermal

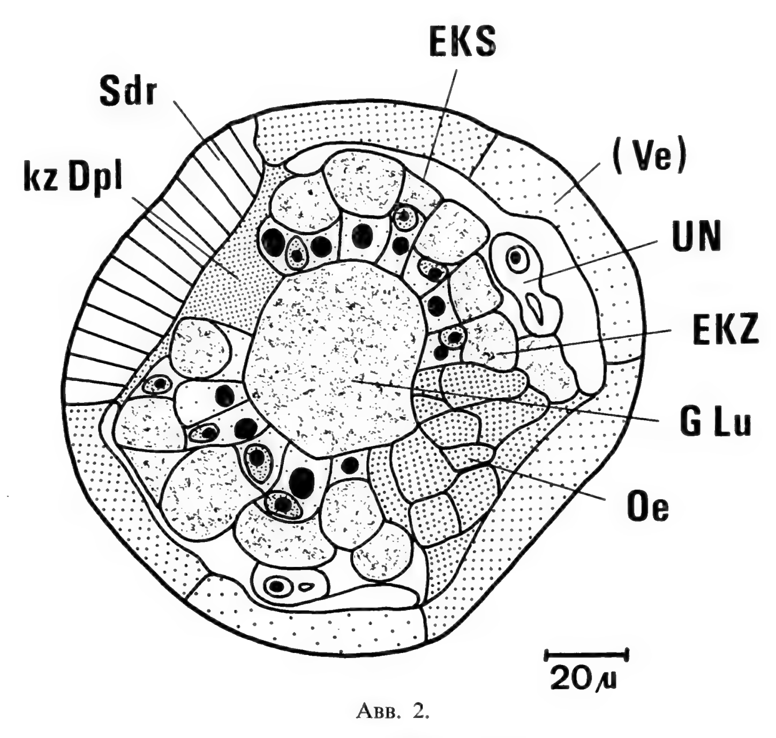


ABB. 2.

Frontalschnitt des Embryonalstadiums E2 (= späte Gastrula) in der Aequatorialebene.

entstanden, 35 µ hoch und 15 µ breit, und weisen basal eine Eiklarvakuole auf, die drei Viertel des ganzen Zellvolumens ausfüllt. Daran angeschmiegt ist der rundliche bis ovale Riesenkern. Das apikal gelegene Cytoplasma enthält eine bis drei grössere Eiklarvakuolen.

Schale: Die Schalendrüse ist als caudale Ektodermverdickung angelegt, die tief ins Körperinnere ragt und an die kleinzellige Darmplatte stösst. Letztere soll nach RAVEN (1958) auf die Schalendrüse induzierend wirken. Die rundlichen Schalendrüsenzellen besitzen zahlreiche Dottereinschlüsse. Ein Schalenhäutchen ist noch nicht abgeschieden.

II. 3. Embryonaltag (E3)

Habitus: Der 0,2 mm breite, 0,25 mm lange und 0,25 mm hohe Praeveliger rotiert weitaus schneller als die späte Gastrula (E2) und benötigt für eine ganze Umdrehung nur noch 5 Sekunden. Beidseitig leicht nach vorn verlagert hebt sich das Velum deutlich vom Embryo ab. Eine ventrale Querrinne in der Körpermitte lässt die Differenzierung in Fuss und Palliovisceralkomplex erkennen. Caudal, von der Medianen leicht nach links verlagert, glänzt das oval-sichelförmige Schalenhäutchen. Der durchschimmernde Eiklarsack ist wie beim Stadium E2 gut sichtbar.

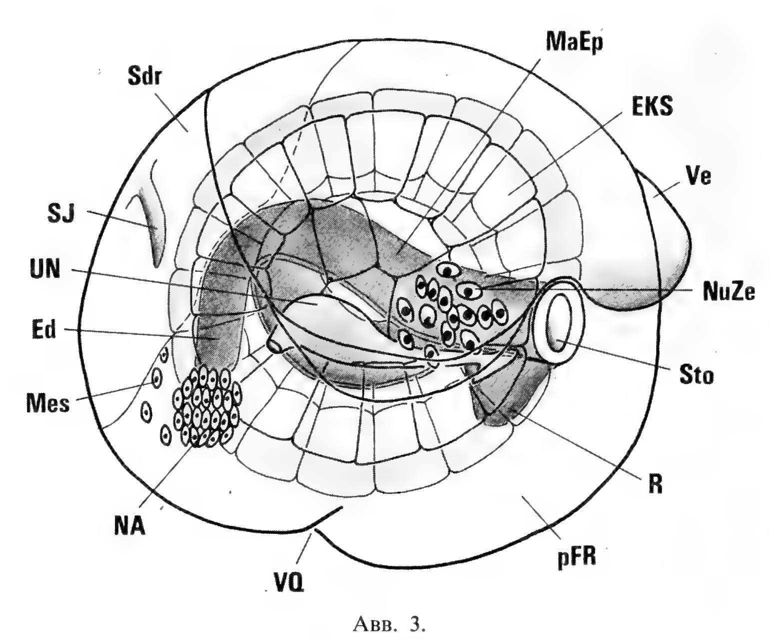


Abb. 3.
Embryonalstadium E3
(Breite: 0,2 mm/Länge: 0,25 mm/Höhe: 0,25 mm)

Velum: Das Velum setzt bei den Apikalzellen über dem Stomodäum an und verläuft seitlich entlang der Scheitelplatte, um dann leicht nach caudal ansteigend in die Vakuolenzellen der Kopfblase auszulaufen. Die beidseitig ausgebildeten, griffähnlichen Wülste sind praktisch bei keinem Praeveliger gleich gross (Abb. 4). Die horizontale Länge hat nur gering zugenommen und beträgt 0,14 mm. Die Velumtiefe (=Zellhöhe) erreicht 0,3 mm.

Die in Stadium E2 beschriebenen Riesenkerne liegen nicht mehr einheitlich basal angeordnet, sondern zwischen den stark angeschwollenen Vakuolen ver-

streut. Die nun ellipsoiden Kerne sind 10 μ lang und 7 μ breit. Das Karyoplasma weist feine Granula auf. An die Basalmembran der cephal gelegenen Velarzellen stösst ein einschichtiges, umgefaltetes ektodermales Epithel, das durch proliferierende Scheitelplattenzellen gebildet wurde. In den folgenden Stadien wird das ganze Velum fortlaufend durch dieses Epithel von cephal nach caudal unterwandert, und die Velarzellen werden sukzessive von cephal nach caudal resobiert. Schliesslich verwächst das Epithel caudal mit dem Ektoderm.

Bewimperung: Wie beim Stadium E2 sind die Apikalzone und der Vertikalstreifen mit Cilien versehen. Zusätzlich kann man am Velum und an der Unterfläche der sich vorwölbenden Fussregion neu entstandene Wimpern beobachten. Die Zunahme der Bewimperung erklärt auch die grössere Rotationsgeschwindigkeit gegenüber dem Vortag.

Urniere: Die Urniere ist voll ausgebildet und funktionsfähig. Die mesodermale ausführende Zelle hat das Ektoderm direkt unter dem Velumende durchbrochen und zeigt eine Öffnung zur perivitellinen Flüssigkeit (Abb. 3). Die Öffnung selbst ist nur von der durchgestossenen ausführenden Zelle umgeben. Die Wimperzelle hat sich von der cephalen Unterkante der Scheitelplatte entfernt. Durch proliferierende Scheitelplattenzellen (Cerebralganglien-Anlage) ist nämlich dort ein kompakter Zellhaufen entstanden, der den Ösophag im Mundhöhlenbereich berührt. Mit diesem Zellkomplex ist die Wimperzelle durch die Haftzelle verbunden. Entscheidende Lageveränderungen sind nicht aufzuführen; einzig der Riesenkern hat eine leichte Horizontalverschiebung bis auf die Höhe des Velumendes vollzogen.

Definitive Niere: Die Anlage der definitiven Niere besteht nach wie vor aus einem lumenlosen Mesodermhaufen, der an Grösse etwas zugenommen hat und caudal unten rechts vom Enddarm liegt (Abb. 3).

Nuchalzellen: Die Nuchalzellen (Länge 7,5 μ, Breite 5,0 μ) sind in zwei Gruppen links und rechts über den beiden langgestreckten Urnieren-Vorderästen neu anzutreffen (Abb. 3). Eine Gruppe setzt sich durchschnittlich aus 15 Zellen zusammen. Die Nuchalzellen sind, wie dies Wierzejski (1905), Bloch (1938) und Ghose (1963) schon unterstrichen haben, mesodermalen Ursprungs. In Form und Färbeverhalten ist eine deutliche Übereinstimmung mit den Mesodermzellen festzustellen, doch sind die Nuchalzellen geringfügig grösser als die Mesodermzellen. Diese Tatsache lässt sich durch die sehr schnell einsetzende Vakuolenbildung erklären. Würden die Nuchalzellen, wie Fol (1879/80) und v. Erlanger (1891) vermutet haben, aus proliferierenden Ektodermzellen der Scheitelplatte entstehen, so müssten diese innerhalb eines Tages das Volumen verdoppeln, um nur schon die sich an der Radula anlagernden Mesodermzellen an Grösse einzuholen. Es wäre noch hinzuzufügen, dass die oben erwähnten, bei der Cerebralganglien-

Bildung proliferierenden Zellen rundlich und viel kleiner als die nicht zu Nuchalzellen ausdifferenzierten Mesodermzellen sind.

Ganglien : Auf Mundhöhlenhöhe hat an der Ventralseite der beiden Scheitelplatten eine rege Proliferation von Ektodermzellen eingesetzt. Vereinzelte Zellen liegen schon dicht beisammen, womit der Aufbau der Cerebralganglien in vollem Gange ist.

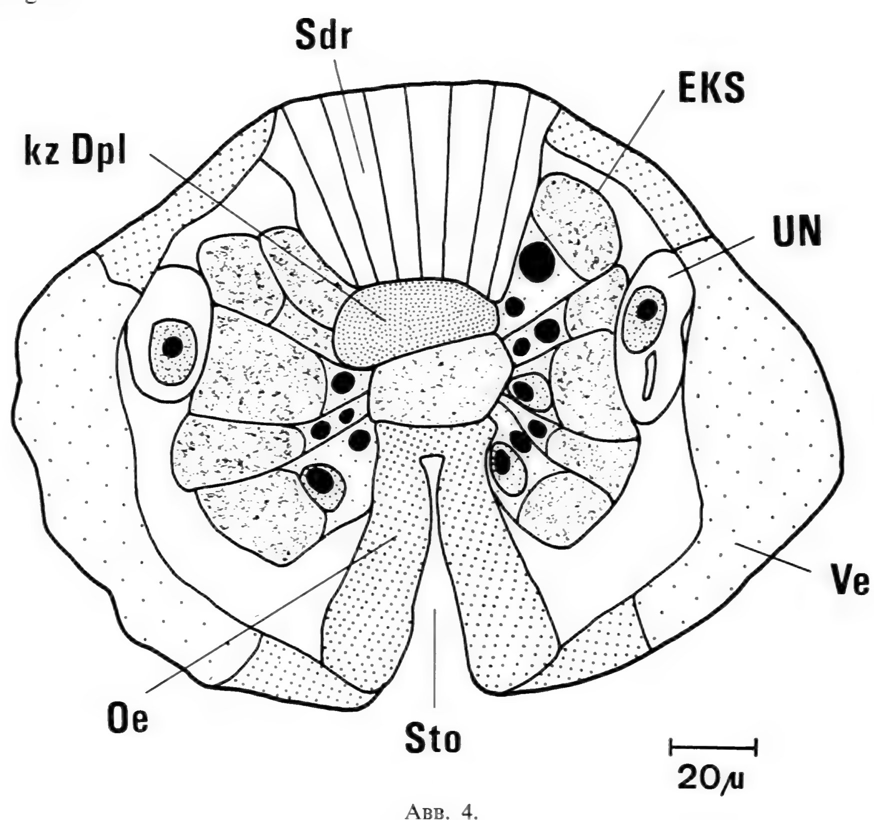


ABB. 4.
Frontalschnitt des Embryonalstadiums E3 (= Praeveliger) in der Aequatorialebene.

Darmorgane

Stomodäum : Lage, Form und Grösse des Stomodäums sind unverändert.
Radula : An der Ventralseite der grossen Mundhöhle ist die kontinuierlich auswachsende Radulatasche gut sichtbar (Abb. 3). Daran angelagerte Mesodermzellen, aus denen die komplexe Radulamuskulatur entsteht, bilden einen haubenartigen Abschluss gegen das Körperinnere.
Oesophag : Wie beim Stadium E2 besteht er aus einem dickwandigen, kurzen Rohr mit dem cilientragenden Längswulst.

Mitteldarm: Die kleinzellige Darmplatte verdient jetzt besondere Aufmerksamkeit, denn innerhalb eines Tages ist von ihr aus nach rechts dorsal medial und links ventral medial je ein Epithelstreifen unter den Eiklarzellen durch- und um das Mitteldarmlumen ausgewachsen (Abb. 21*b*) und hat sich mit dem Oesophag vereinigt. Diese beiden Wandungen lassen schon frühzeitig eine klare Gliederung in das Zylinderepithel und den darüberliegenden Muskelmagen erkennen (Abb. 21*c-f*).

Eiklarsack: Ein direkter Kontakt vom rundlichen Eiklarsack zum Mitteldarmlumen besteht nur noch an den nicht unterwachsenen zwei Längsöffnungen (Abb. 3, 4). Die Eiklarzellen haben stark an Grösse zugenommen, denn die Höhe beträgt jetzt bereits 46 μ und die Breite 25 μ. Die Vakuolen im apikalen Cytoplasma sind gewaltig angeschwollen und verdrängen dieses an die Zellwand. Die grossen Zellkerne lagern immer noch mehrheitlich apikal an der den ganzen Basalteil ausfüllenden Riesenvakuole. Bereits sind jedoch vereinzelte Kerne zwischen den Riesenvakuolen und seltener solche in basaler Lage zu beobachten.

Enddarm: Auch der Enddarm entsteht aus der kleinzelligen Darmplatte. Nach ventral proliferierte Zellen formen ein kurzes Rohr, das vertikal in der Medianebene nach ventral vorstösst (Abb. 3) und an die erstmals sichtbaren Analzellen des Ektoderms anstösst. Im Darminnern erstreckt sich ein langes Lumen von der kleinzelligen Darmplatte bis zum ventralen Ende.

Schale: Der ganze Schalendrüsenkomplex ist von der Medianen leicht nach links verschoben. Vom Stadium E2 zum Stadium E3 hat eine Invagination stattgefunden, die eine leichte Biegung nach rechts beschreibt (Abb. 3). Die längliche Einsenkungsrinne wird vom ovalen, frisch entstandenen Schalenhäutchen überdeckt.

III. 4. Embryonaltag (E4)

Habitus: Der Embryo hat eine beachtliche Streckung erfahren und ist bereits 0,6 mm lang. Höhe und Breite betragen je 0,3 mm. Von den 0,6 mm Länge nimmt die Schale caudal links 0,2 mm für sich in Anspruch. Die Rotationsgeschwindigkeit in der perivitellinen Flüssigkeit hat nur wenig abgenommen. Für eine ganze Drehung werden jetzt 10 Sekunden benötigt. Das Velum ist nicht mehr so gut sichtbar. Am meisten fallen die stark wachsende Schale mit dem abschliessenden Mantelwulst und die Fussregion auf. Der nun langgestreckte Eiklarsack schimmert durch.

Velum: Der Abbau des Velums setzt ein. Die direkt vom Stomodäum links und rechts befindlichen Vakuolenzellen sind bereits von dem am Velum basal anliegenden kleinzelligen Epithel resorbiert worden (vgl. E3). Somit besteht

beidseitig des Stomodäums ein ektodermaler Übergang zum Velum, das nun horizontal nur noch 0,1 mm lang ist und auch in der Tiefe einen Rückgang auf 20 μ zu verzeichnen hat. Direkt über dem Velumvorderende kann man deutlich eine kleine Einsenkung der seitlichen Scheitelplattenrandzone erkennen, die mit der Bildung der Cerebralganglien zusammenhängt (Cerebraltuben). Das Unterwachsen des Velums von der Scheitelplatte her ist noch in vollem Gang. Die Vakuolenzellen der Velarzellen sind nun leer. Die kleiner gewordenen Kerne, die fast immer apikal liegen, sind wieder rund. Ihr Durchmesser beträgt 6 μ.

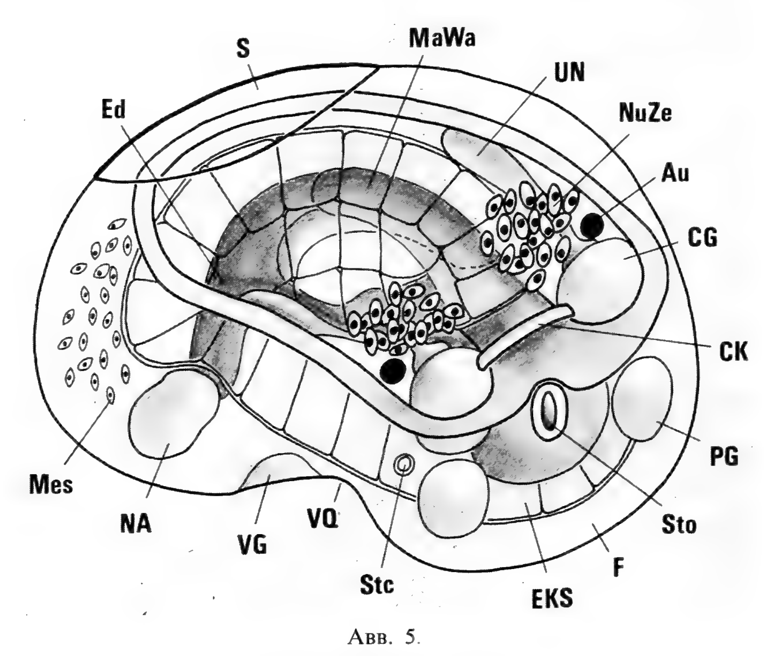


ABB. 5.
Embryonalstadium E4
(Breite: 0,3 mm/Länge: 0,6 mm/Höhe: 0,3 mm)

Bewimperung: Velum, Apikalzone, Vertikalstreifen und Fussunterfläche sind noch immer mit Cilien besetzt.

Urniere: Haftzellen verbinden die bewimperten Endzellen mit den von den Scheitelplatten proliferierten Cerebralganglienzellhaufen. Der Riesenkern der Exkretionszelle (Durchmesser: 15 μ) ist durch die starke Streckung der mittleren Zelle ganz ans Hinterende des Velums geschoben worden (Abb. 6). Der Riesenkern liegt auf Velumhöhe.

Definitive Niere: Die definitive Niere liegt als grosser, ellipsoider lumenloser Zellhaufen caudal rechts ventral zwischen dem Enddarm und dem Ektoderm (Abb. 6).

Nuchalzellen: Die Nuchalzellen (Länge 8 μ, Breite 6 μ) zeigen in diesem Stadium die stärkste Teilungsaktivität der ganzen Embryonalperiode. Jede der zwei Gruppen verdoppelt ihren Bestand von 15 (E3) auf 30 Zellen. Die Vermutung WIERZEJSKI's (1905) *(Physa)*, dass sich die Nuchalzellen im Zeitpunkt des Atrophierens der Urniere am stärksten vermehren würden, trifft nicht zu.

In den Nuchalzellen ist in Kernnähe eine mit Benzopurpurin dunkelorange angefärbte, noch kleine Vakuole nachweisbar.

Ganglien: Die Entwicklung der paarig, unabhängig voneinander entstehenden Cerbralganglien ist so weit vorangeschritten, dass die von den Scheitelplatten proliferierenden Zellen zwei kugelförmige Komplexe bilden, die ganz cephal dem Schlundkopf anliegen (Abb. 5). Über den Oesophag zieht die erstmals auftretende feine Cerebralkommissur und verbindet die beiden entsprechenden Ganglien miteinander (Abb. 5). Die Cerebralkommissur entsteht nicht durch ein Auseinanderweichen der zwei Cerebralganglien, sondern durch speziell umgewandelte Ektodermzellen. Das schon beim Velum erwähnte Einwachsen der seitlichen Scheitelplattenrandzone über dem Velumvorderrand setzt ein. Für die Bildung der Pedalganglien lösen sich von der Ventralseite des Fusses sukzessive medial links und rechts Zellen vom Ektoderm ab. Die je paarigen Pleural- und Parietalganglien entstehen ebenfalls durch sich ablösende Ektodermzellen direkt hinter dem Velumende, wobei zwischen den proliferierenden Zellen dieser zwei Ganglienanlagen auf der rechten Körperseite ein weitaus grösserer Abstand besteht als auf der linken. Der Fuss und der Pallioviszeralkomplex werden ventral durch die vor der Körpermitte gelegene Querrinne getrennt. Hinter dieser Querrinne entsteht das Visceralganglion durch proliferierende, ventrale Ektodermzellen des Palliovisceralkomplexes (Abb. 5).

Sinnesorgane: Vom Stadium E3 zum Stadium E4 hat eine zweite Einstülpung der Scheitelplatte hinter und etwas über derjenigen der Cerebraltuben stattgefunden. Die so gebildeten Augen erscheinen jetzt auf den Schnittbildern als einschichtige Bläschen hinter den Cerebralganglienkomplexen (Abb. 5). Die Statozysten, durch ektodermale Einsenkung seitlich unter dem Velum entstanden, bilden einschichtige geschlossene Bläschen und sind topographisch von den proliferierenden Pedalganglienzellen getrennt.

Lungenhöhle: Caudal rechts, dicht vor der Anlage der definitiven Niere, tritt die Anlage der Lungenhöhle als starke Ektodermverdickung neu in Erscheinung. Es sei betont, dass die Lungenhöhle und die Mantelhöhle unabhängig voneinander entstehen.

Darmorgane

Stomodäum: Lagemässig sind zu E3 keine Unterschiede festzustellen. Die Öffnung hat eine geringe Verkleinerung erfahren.

Radula: Die Verbindung zur Mundhöhle ist durch dichtes Zusammenlagern der basalen Radulaepithelien verschlossen. Das Radula-Lumen ist von einschichtigem Ektoderm umgeben.

Oesophag: Bei diesem Stadium ist der Oesophag zum letzten Mal als kurzes dickwandiges Rohr vorhanden. Die dorsalen Cilien besorgen nach wie vor den Nährstofftransport in den Mitteldarm.

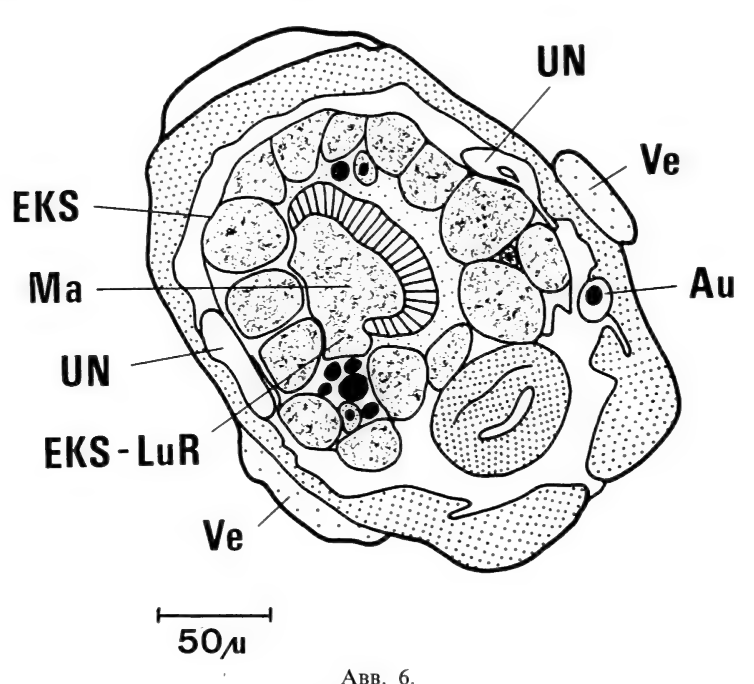


ABB. 6.
Frontalschnitt des Embryonalstadiums E4 auf Augenhöhe.

Magen: Infolge des starken Auswachsens der beiden Magenepithelien, links nach ventral und rechts nach dorsal, und die einsetzende Torsion um die Körperachse nach links, besteht nur noch je eine grössere Öffnung, dorsal rechts und ventral links, als direkte Verbindung des median gelegenen Mitteldarmlumens zu den Eiklarzellen (Abb. 5, 6).

Eiklarsack: Wie der Embryo hat auch der Eiklarsack eine Streckung durchgemacht. Ventral ist er bis zur Radula ausgedehnt und umfasst diese spatelförmig von unten. Dorsal stösst er mit der vorderen Querkante bis auf Augenhöhe über den Oesophag vor (Abb. 5). Die ständig anwachsenden basalen Eiklarvakuolen messen in der Höhe 50 µ. Die Kerne der Eiklarzellen sind unter, zwischen und über diesen anzutreffen. Sie verschieben sich offensichtlich von apikal langsam nach basal. Neu bei diesem Stadium sind die zwei Eiklarsacklumina, welche

Eiklar, das vom Mitteldarm her die beiden Öffnungen passiert, einschliessen. Infolge dieser Lumenbildung können nun alle Eiklarzellen Eiklar aufnehmen. Diese Möglichkeit war bei Stadium E3 nur den direkt über den beiden Magenöffnungen befindlichen Eiklarzellen gegeben.

Enddarm: Die einsetzende Torsion hat eine leichte Verschiebung des distalen Enddarmendes nach rechts medial bewirkt. Eine direkte Verbindung vom Mitteldarmlumen zum langgezogenen Enddarmlumen besteht noch nicht. Die Entodermzellen zwischen dem Mitteldarm- und Enddarmlumen weichen vom Mitteldarmlumen her sehr langsam auseinander. Das distale Enddarmende stösst an die zwei ektodermalen Analzellen.

Schale: Die einsetzende Torsion hat die nun schon recht ansehnliche Schale caudal stark nach links verschoben (Abb. 5, 6). Die sprunghafte Vergrösserung der Schalenfläche von E3 zu E4 basiert auf der Streckung (= Evagination) der anfänglichen Invagination des Stadiums E3. Die Schalendrüsenzellen sind jetzt direkt hinter dem die Schale nach vorn abschliessenden Mantelwulst anzutreffen. Die bereits gebildete Schale liegt dem noch sehr dicken Ektoderm hinter dem Drüsenzellgürtel auf.

IV. 5. Embryonaltag (E5)

Habitus: Der Embryo hat weiter an Länge zugenommen und misst jetzt 0,7 mm. Seine Höhe beträgt 0,4 mm, die Breite 0,3 mm. Die Rotationsgeschwindigkeit (15 Sekunden pro Rückwärtsdrehung) hat weiter abgenommen. Erstmals sind Fussbewegungen sichtbar, die meist in der Medianen oder seitlich ausgeführt werden. Die rötlichen Augen schimmern durch. Das caudal rechts medial unter der Schale liegende Herz schlägt unregelmässig und setzt zeitweise aus. Auf der rechten Körperseite, nur wenig weiter vorn, liegt die offene Lungenhöhle. Der längliche Eiklarsack schimmert wie bei E4 durch.

Velum: Der kleinzellige Epidermisbezirk vom Oesophag zum Velum ist grösser geworden (Abb. 8). Das Velum selbst hat eine Verschiebung nach caudal dorsal erfahren, wodurch die immer noch riesigen zwei Endzellen auf die Höhe der neu aufgetretenen Tentakel zu liegen kommen (Abb. 7). Die Scheitelplatteneinsenkung liegt jetzt mitten über dem Velumstreifen unter den auswachsenden Tentakeln. Die Länge des feinen Velumbandes beträgt 0,1 mm, die Schichttiefe 20 μ. Die Velarzellen weisen wie beim Stadium E4 leere Vakuolen und basal liegende verkleinerte Kerne auf. Bis auf einen kleinen caudalen Abschnitt ist das Velum deutlich durch unterliegendes Ektoderm gegen das Körperinnere abgeschlossen. Dieser Abschnitt zeigt eine noch nicht unterwachsene, freie Basalmembran.

Bewimperung: Wie beim Stadium E4 sind Velum, Apikalzone, Vertikalstreifen und Fussunterfläche mit Cilien besetzt.

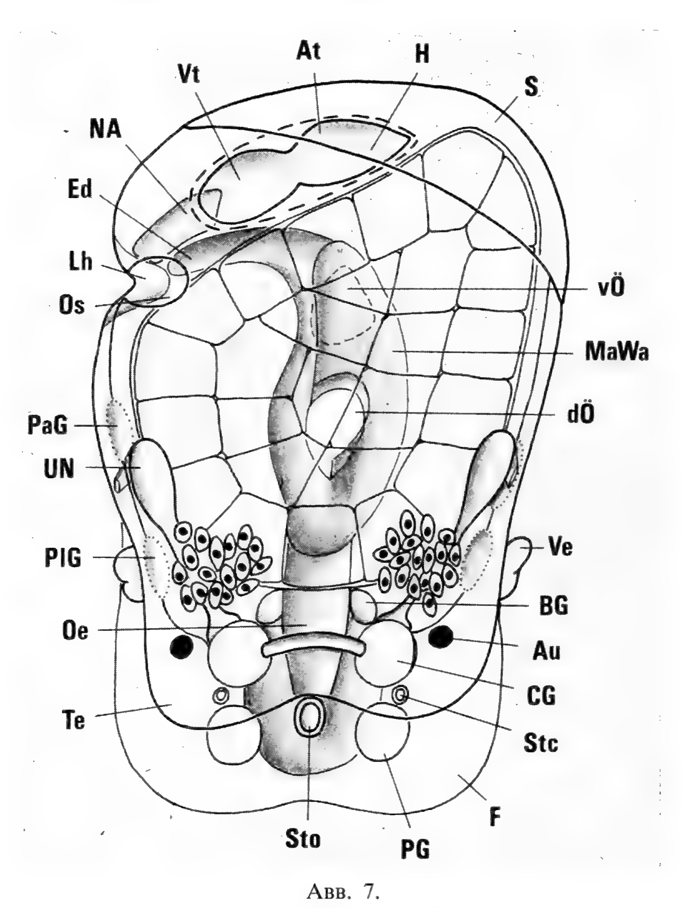


Abb. 7.

Embryonalstadium E5
(Breite: 0,3 mm/Länge: 0,7 mm/Höhe: 0,4 mm)

Urniere: Die Urniere ist noch immer voll intakt. Von der Seite gesehen liegt der Riesenkern der hinteren Knickstelle nicht mehr auf Velum- sondern auf Augenhöhe. Die Ausfuhröffnung hat sich vom caudalen Unterrand des Velums hinter dessen riesige Endzelle verlagert. Die bewimperten Endzellen sind durch Haftzellen an die Cerebralganglien befestigt. Der Durchmesser des Riesenkerns der Exkretionszellen beträgt unverändert 20 μ.

Definitive Niere: Rechts caudal verläuft die definitive, noch lumenlose Niere als langgestreckter Zellkomplex vom Ektoderm dem Enddarm entlang bis zum Herz.

Nuchalzellen: Die sich ständig vergrössernden Nuchalzellen (Länge 10 μ, Breite 7 μ) sind in den schon erwähnten zwei Gruppen links und rechts über der mittleren Urnierenzelle anzutreffen. Die beim Stadium E4 nachgewiesene starke Teilungsaktivität ist eingestellt worden. Beide Gruppen umfassen insgesamt ca. 60 Nuchalzellen.

Herz, Perikard: Das mesodermale Herz lagert ganz caudal über dem Darm mit einer cephalen rechten Abweichung seiner Längsachse gegen die Mediane von nahezu 45° (Abb. 8). Das Atrium (caudal) und der Ventrikel (cephal) sind gleich gross. Die Wandung des Herzschlauches besteht aus einschichtigem Mesoderm. Das Septum zeichnet sich durch eine besonders starke Zellkonzentration aus. Das Perikard ist erst im Aufbau begriffen, indem sich Mesodermzellen aneinanderlegen. Für den Aufbau ist der caudale linke Anteil des ehemals hufeisenförmigen Mesodermgürtels verantwortlich (vgl. p. 718). Beim regelmässigen Schlagen des Herzens können pro Minute 44-48 Schläge gezählt werden.

Ganglien: Die durch Proliferation entstandenen Cerebralganglienknoten liegen links und rechts vom Oesophag und stehen durch die über ihnen verlaufende Cerebralkommissur miteinander in Verbindung. Die seitliche Einsenkung der Scheitelplatten (Cerebraltuben) schreitet weiter voran. Die sich von der Ventralseite des Fusses ablösenden Pedalganglienzellen sind zu zwei Kugeln zusammengeschlossen. Die zwei Pedalganglien stehen in diesem Stadium erstmals durch die Pedalkommissur miteinander in Verbindung, sind aber nocht nicht vom vetralen Ektoderm getrennt. Die Pedalkommissur entsteht durch speziell umgewandelte Ektodermzellen. Die Buccalganglien treten am Schlundkopf neu auf (Abb. 7). Sie werden durch proliferierende Zellen des Schlundkopfes gebildet. Eine Loslösung der Pleural-, Parietal- und Pedalganglien vom Ektoderm ist noch nicht zu beobachten. Der Abstand zwischen Pleural- und Parietalganglien ist rechts grösser als links (Abb. 7). Das Visceralganglion steht, wie alle Ganglien, auch noch mit dem Ektoderm in Verbindung.

Sinnesorgane: Die Augen, mit den rötlich durchschimmernden Pigmentzellen der Retina, werden ihre Position an der Basis der auswachsenden Tentakel laufend verändern (Abb. 7). Die Bildung der Linse hat noch nicht eingesetzt. Das Osphradium ist als Ektodermverdickung über der einwachsenden Lungenhöhle angelegt. Das Epithel wird sich in der Folge über der Lungenhöhle zu einem Blindsack einsenken, der sich noch vertiefen und gabeln wird. Dieser Blindsack wird vom Osphradialganglion umfasst, das gleich grosse Ganglienzellen wie die andern Ganglien enthält. Die Statozysten liegen direkt hinter den Pedalganglien, werden aber erst bei E6 eingebettet.

Lungenhöhle: Caudal rechts, vor der definitiven Niere, hat sich das beim Stadium E4 verdickte Ektoderm senkrecht gegen die Mediane zur Lungenhöhle eingesenkt (Abb. 7).

Darmorgane

Stomodäum: Die Vertikalverlagerung der verkleinerten Mundöffnung ist in vollem Gang. Als Folge davon wird der zweireihige Vertikalstreifen erheblich verkürzt.

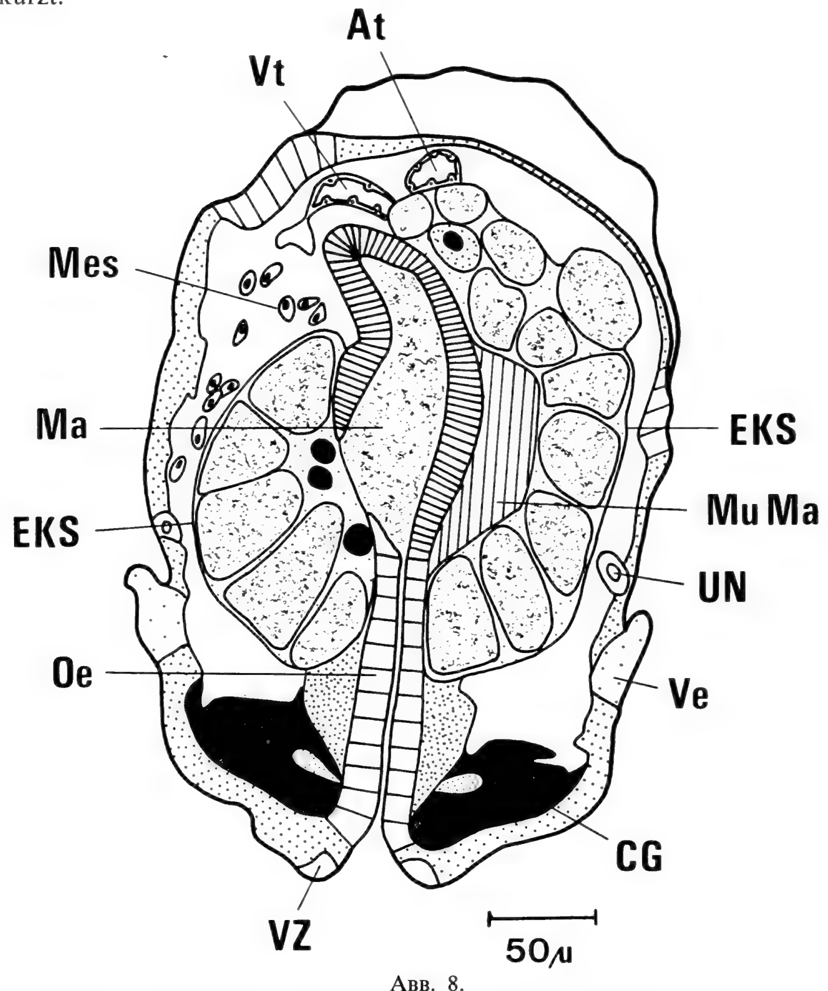


Abb. 8.
Frontalschnitt des Embryonalstadiums E5 auf der Höhe der Cerebralganglien.

Radula, Kiefer: Die Radulatasche hat an Umfang zugenommen und in ihrem Lumen sieht man das Odontoblastenpolster (Zahnplatte). Ein Zugang zur Mundhöhle existiert noch nicht. Der Kiefer, der die Grenze zwischen Mundhöhle und Pharynx bildet, ist als feine Lamelle angedeutet.

Oesophag: Das Längenwachstum des Oesophages setzt ein. Als median verlaufendes, dünnes Rohr führt er vom Mund zum Magen.

Magen: Der Magen ist median stark verlängert; bis auf die verkleinerten zwei Öffnungen dorsal cephal und median ventral caudal ist sein ganzes Lumen umwachsen (Abb. 7, 8). Am meisten fällt die sehr stark verdickte Muskelschicht auf.

Eiklarsack: Der langgezogene Eiklarsack stösst cephal ventral und dorsal nur noch an den Schlundkopf an und umfasst ihn, entgegen den Verhältnissen von E4, nicht mehr.

Die riesigen Eiklarvakuolen messen in der Höhe 61 μ. Apikale kleinere Vakuolen sind nur noch selten, denn die meisten haben ihren Inhalt schon an die Riesenvakuolen abgegeben. Die meisten Eiklarzellkerne liegen jetzt basal. Zwischen den Eiklarvakuolen oder apikal an diesen liegende Kerne sind stark in ihrer Längsrichtung ausgezogen.

Enddarm: Das Auseinanderweichen der Mitteldarmzellen gegen den Enddarm hin ist weiter fortgeschritten. Der Durchbruch zu diesem steht unmittelbar bevor. Die ständig fortschreitende Torsion hat das distale Enddarmende ganz auf die rechte Körperseite gedreht. Er beschreibt einen kleinen Bogen nach caudal und endigt neben dem einwachsenden Ektoderm der Lungenhöhle bei den Analzellen (Abb. 7).

Tentakel und Mundlappen: Die Tentakel, die als stumpfe Fortsätze der Scheitelplatten entstehen, wachsen aus (Abb. 7). Die Mundlappen stehen bei den durch kleinzelliges Epithel ersetzten Velarzonen direkt links und rechts vom Stomodäum ab.

Schale: Die Schale überdeckt vorwiegend den linken Caudalteil des Embryos. Die Länge auf der linken Körperseite, wo die Schale am weitesten nach cephal reicht, durchmisst 0,3 mm. Die Höhe beträgt 0,4 mm und die Breite 0,3 mm.

V. 6. Embryonaltag (E6)

Habitus: Der Embryo ist 0,6 mm hoch, 0.3 mm breit und 0,8 mm lang. Das seit der späten Gastrula (E2) andauernde Rotieren ist unregelmässig, denn als Folge der nun erreichten Körpergrösse ist ein Anstossen an die Eihülle von Zeit zu Zeit unvermeidlich. Gelingen zwischendurch freie Rückwärtsdrehungen, so werden für 360° etwa 50 Sekunden benötigt. Gut sichtbar von aussen sind die kleinen Tentakel und die darunter befindlichen Mundlappen. Der Velumrest leuchtet gelblich am Hinterende der Tentakel, und die Fuss-Sohle verläuft erstmals horizontal. Mitten auf der rechten Körperseite sieht man durch die grosse, offene Lungenhöhlenöffnung hindurch das Herz schlagen. Die Schale überzieht die ganze hintere Körperhälfte. Der nach aussen durchschimmernde Eiklarsack ist zweigeteilt. Auch die Cerebral- und die Pedalganglien fallen graugetönt hinter dem Tentakel- und Fussepithel auf. Die Augen schimmern wie bei E5 rötlich durch die Tentakel.

Velum: Das grössenmässig unveränderte Velum ist weiter nach caudal verschoben worden. Die Scheitelplatteneinsenkung (Cerebraltuben) liegt jetzt direkt vor den zwei riesigen Vakuolenzellen des Velums. Die Kerne in den Velarzellen sind grösstenteils degeneriert. Grosse leere Vakuolen machen den Hauptanteil des Zellinhaltes aus.

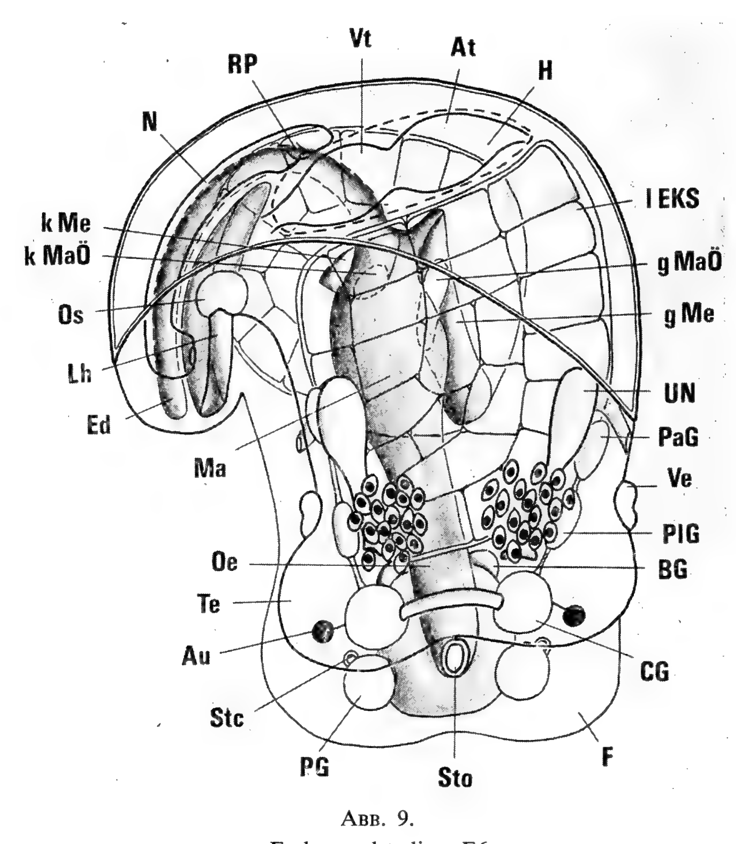


ABB. 9.
Embryonalstadium E6
(Breite: 0,3 mm/Länge: 0,8 mm/Höhe: 0,6 mm)

Bewimperung: Der Velumrest, die stark verkleinerte Apikalzone, der verkürzte Vertikalstreifen und die ganze Fussfläche sind mit Wimpern versehen.

Urniere: Die bewimperte Endzelle der Urniere liegt vom Cerebralganglienkomplex entfernt frei unter der Kopfblase in den Nuchalzellen. Die Ausfuhröffnung ist noch intakt und der Urnierenkanal im Bereich des Riesenkerns auf das Doppelte verbreitert.

Definitive Niere: Die Niere durchbricht in diesem Stadium die Lungenhöhlenwandung, wobei der ausführende Porus aber vom Ektoderm gestellt wird.

Die definitive Niere muss deshalb als ektomesodermales Gebilde bezeichnet werden. Der Reno-Perikardial-Gang schliesst an das Perikard an (Abb. 9); dessen Aufbau durch Mesodermzellen ist noch nicht abgeschlossen. Im Innern des Reno-Perikardial-Ganges beobachtet man lange Wimpern.

Nuchalzellen: Die 60 Nuchalzellen (Länge 12 μ, Breite 8 μ) liegen unverändert in zwei Haufen gruppiert um die nun abgelöste bewimperte Endzelle der Urniere herum (Abb. 9). Das Zellvolumen und die Vakuolengrösse haben weiter zugenommen.

Herz, Perikard: Das Herz befindet sich an derselben Stelle wie beim Stadium E5. Das Atrium (caudal) ist einschichtig, der Ventrikel (cephal) hingegen mehrschichtig. Das Herz schlägt noch sehr unregelmässig und setzt gelegentlich aus. Der Aufbau des Perikards durch Mesodermzellen ist noch nicht abgeschlossen.

Ganglien: Die aus proliferierenden Scheitelplattenzellen entstandenen Cerebralganglienknoten haften am Ektoderm. Die eingestülpten Scheitelplattenteile (Cerebraltuben) lösen sich allmählich vom Ektoderm ab und sind schon stark an die primär gebildeten Ganglienknoten seitlich angepresst. Die Pedalganglien sind vom ventralen Ektoderm des Fusses detachiert und befinden sich jetzt seitlich ventral am Schlundkopf senkrecht unter den Cerebralganglien. Hinten, direkt am Schlundkopf in der Aequatorialebene, wachsen die Buccalganglien medial links und rechts aus. Erstmals stehen sie durch die Buccalkommissur, die unter dem Oesophag durchgeht, miteinander in Verbindung. Die Buccalganglien entstehen wie alle anderen Ganglien unabhängig voneinander. Die Kommissur wird ebenfalls durch speziell umgewandelte, sich vom Schlundkopf detachierende Ektodermzellen gebildet. Die Pleural- und Parietalganglien stehen nicht mehr mit dem Ektoderm in Verbindung. Sie sind neu durch ektodermal unabhängig gebildete Konnektive verbunden, wobei das rechte bedeutend länger als das linke ist. Dasselbe gilt für die Cerebro-Pleuralkonnektive. Ein gleichfalls neu gebildetes Konnektiv führt vom rechten, grösseren Parietalganglion zum Osphradialganglion. Das Visceralganglion steht durch Konnektive mit den beiden Parietalganglien in Verbindung und befindet sich median im Mesenchym.

Sinnesorgane: Die über den Cerebralganglien angelegten Augen sind von seitlich nach schräg vorn gewandert. Die Pigmentzellen der Retina und die Zellen der Zona pellucida interna geben rötliches Sekret (Färbung bei lebender Schnecke) in den Augenbecher ab. Auf diese Weise entsteht die Linse. Bei der über der Lungenhöhlenöffnung liegenden Ektodermverdickung des Osphradiums (vgl. p. 729) senkt sich das Epithel zu einem Blindsack ein. Die Ektodermverdickung, die diesen Blindsack umfasst, bildet das Osphradialganglion, welches bereits durch ein Konnektiv mit dem rechten Parietalganglion in Verbindung steht

(vgl. p. 733). Die Statozysten sind hinten oben in die Pedalganglien eigebettet, werden aber von den Cerebralganglien innerviert.

Lungenhöhle: Die Lungenhöhle wächst in einem Bogen nach links caudal gegen die Mediane zu (Abb. 9). Durch ihre räumliche Ausdehnung drängt sie den Enddarm und die darüberliegende Niere gegen das Integument der rechten Körperseite. Nach aussen ist die Lungenhöhle noch weit geöffnet.

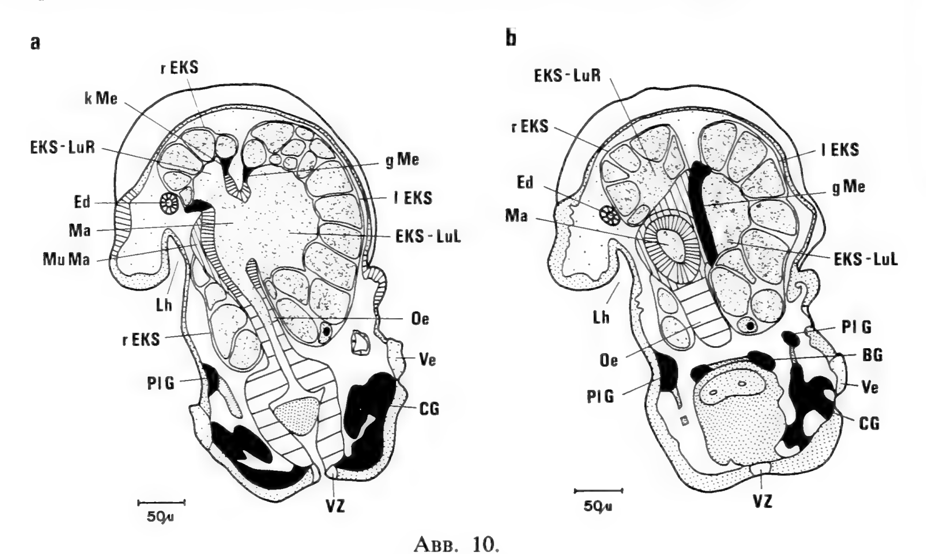


ABB. 10.

a. Frontalschnitt des Embryonalstadiums E6 auf der Höhe der Cerebralganglien und des kleinflächigen Mitteldarmdrüsenepithels (kMe) des rechten Eiklarsacks.
b. Frontalschnitt des Embryonalstadiums E6 durch den ventralen Teil des Magens.

Darmorgane

Stomodäum: Die Ventralverlagerung ist noch nicht beendet.

Radula, Kiefer: In der von der Mundhöhle weiterhin abgeschlossenen Radula setzt die Zahnbildung ein. Die Radulatasche wächst fortlaufend in die Länge und biegt ventral nach hinten um. Die Ausbildung des Kiefers geht kontinuierlich voran.

Oesophag: Der dorsal bewimperte Oesophag verläuft vom Stomodäum leicht nach rechts gebogen zum Magen.

Magen, Mitteldarmdrüse: Die beiden Magenöffnungen liegen jetzt sehr nahe beisammen und zwar eine grössere links seitlich und eine kleinere median caudal unter dem Enddarmabgang (Abb. 9, 10). Von der linken Öffnung des Magens her ist ein grossflächiges Epithel zwischen den Eiklarzellen und dem im linken Eiklarsacklumen befindlichen Eiklar nach links ventral nicht ganz bis zum Schalenepithel ausgewachsen (=Lumenüberwachsung) (Abb. 9, 10*b*). Bei diesem Auswachsungs-

prozess wurden keine Eiklarzellen zerstört. Dieses Epithel stösst lediglich an angrenzende Eiklarzellen an. Am Auswachsen aus dem Magen ist nur das Zylinderepithel beteiligt. An der medianen caudalen Öffnung ist ein kleinflächiges Epithel entstanden. Es hat damit begonnen, das ihm zugeordnete rechte Eiklarsacklumen zu überdecken (Abb. 9, 10*a*). Der Eiklarsack wird durch diese beiden Mitteldarmdrüsenepithelien in zwei Säcke getrennt.

Enddarm: Der Magen und der Enddarm stehen jetzt miteinander in Verbindung. Der Enddarm verlässt den Magen über der kleineren Öffnung, beschreibt einen einfachen Bogen unter dem Herzen, aber über dem rechten Eiklarsack, und biegt unter der Niere durch nach cephal, um aussen, entlang der Lungenhöhle bis zu den Analzellen auszulaufen (Abb. 9). Ein Durchbruch nach aussen hat noch nicht stattgefunden.

Eiklarsäcke: Die zwei ungleichen Eiklarsäcke gliedern sich in einen den linken und dorsalen Körperanteil ausfüllenden grösseren und einen rechts ventral sich befindlichen kleineren Sack. Die Eiklarvakuolen sind in der Höhe auf 70 μ angewachsen. Die Zellkerne liegen vorwiegend basal.

Tentakel und Mundlappen: Die Tentakel stehen deutlich vom Kopf ab. Die Mundlappen wachsen cephal links und rechts vom Stomodäum nach ventral aus.

Schale: Die Schale erstreckt sich über die ganze hintere Hälfte des Embryos (Abb. 9). Ihre Länge beträgt 0,4 mm. Die Höhe misst 0,6 mm und die Breite 0,3 mm.

VI. 7. Embryonaltag (E7)

Habitus: Der Embryo ist 0,9 mm lang und zum Kriechen auf der Innenseite der Eihülle befähigt. Lässt er sich in dem noch nicht aufgenommenen Rest der perivitellinen Flüssigkeit treiben, so setzt sofort wieder ein langsames Rotieren rückwärts ein. Starke Erschütterungen können dazu führen, dass kleinere Fusskontraktionen ausgeführt werden. Ein Zurückziehen in die Schale ist noch nicht möglich. Cephal fallen die ansehnlichen Tentakel und die Mundlappen auf. Die Augen schimmern schwarz durch. Am auslaufenden hinteren Tentakelrand kann man die zwei verbliebenen grossen Vakuolenzellen des Velums beobachten. Am rechten Schalenrand gewährt die Lungenhöhlenöffnung noch immer einen Einblick ins Körperinnere. Auf der linken Seite schlägt horizontal unter der Schalenkuppe das Herz.

Velum: Das Velum besteht nur noch aus den caudalsten Vakuolenzellen, die bis zum Stadium E8 resorbiert sein werden.

Bewimperung: Auch auf die Bewimperung muss bei den folgenden Stadien nicht mehr eingegangen werden. Cilien sind noch auf der ehemaligen Apikal-

region, die zu kleinzelligem Epithel ausdifferenziert worden ist, an den Mundlappen, auf dem Vertikalstreifen und an der Fussunterfläche anzutreffen. Beim nachfolgenden Stadium sind sie abgebaut; die Kopf- und Fussregion weisen nur noch kleinzelliges Epithel auf.

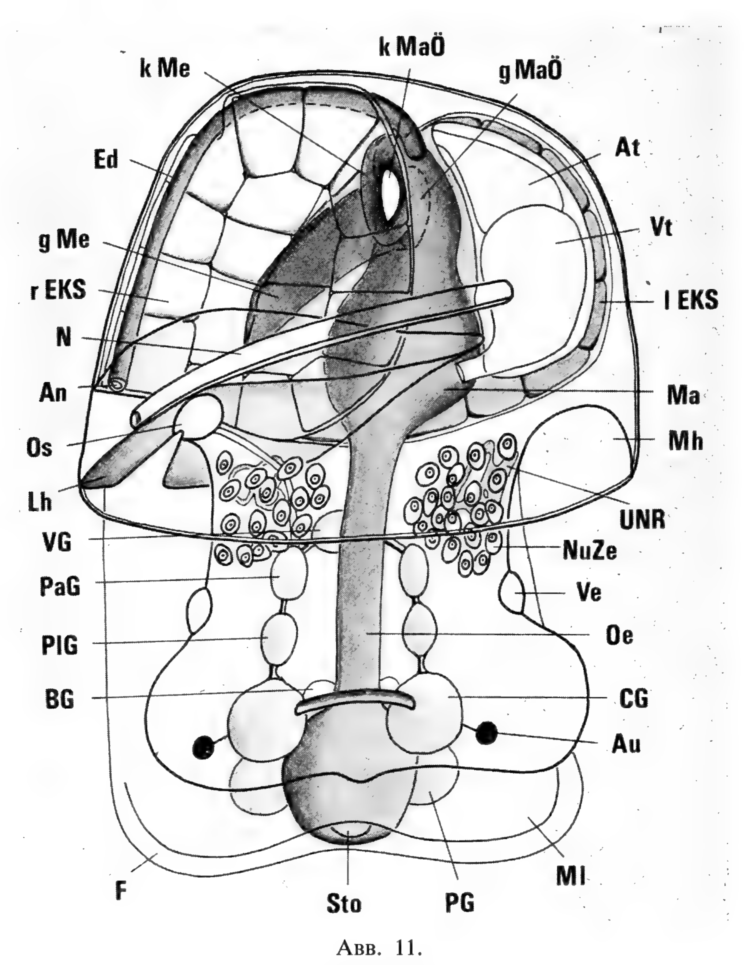


Abb. 11.
Embryonalstadium E7
(Breite: 0,4 mm/Länge: 0,9 mm/Höhe: 0,6 mm)

Urniere: Die Urniere hat sich bis auf einen kleinen Abschnitt um den Riesenkern vollständig aufgelöst. Dieses Reststück liegt frei in der Nackenregion, umlagert von Nuchalzellen. Die ausführende Öffnung ist verschwunden.

Niere: Die Niere verläuft bogenförmig vom ausführenden Porus rechts vorn an der Lungenhöhle über diese nach links bis zum Perikard.

Nuchalzellen: Die zwei Nuchalzellgruppen (Zellänge 15 μ, Zellbreite 14 μ) sind dicht gedrängt seitlich links und rechts an der Unterkante der Kopfblase anzutreffen. Das Epithel der Kopfblase scheint an diesen Stellen besonders schwach zu sein, denn vereinzelte Nuchalzellen treten dort aus. BLOCH (1938) ist der Meinung, dass alle Nuchalzellen die Kopfblase verlassen. Diese Feststellung trifft nicht zu. Im Stadium E8 besteht dann die ganze Kopfblasenregion durchgehend aus einem kleinzelligen Epithel.

Herz und Perikard: Das Herz liegt links beinahe horizontal direkt unter der Schale. Der dickwandige Ventrikel ist grösser als das dahinterliegende Atrium. Der ganze Herzschlauch wird jetzt vom voll ausgebildeten Perikard umschlossen. Pro Minute können 56-60 Herzschläge gezählt werden, doch ist ein zeitweiliges Aussetzen auch bei diesem Stadium noch möglich.

Ganglien: Die wichtigsten Vorgänge, die den Ganglienring angehen, haben schon beim Stadium E6 ihren Abschluss gefunden. Die Cerebralganglien sind vom Ektoderm losgelöst. Die bisher rechtsseitigen verlängerten Konnektive zwischen Cerebral-, Pleural- und Parietalganglien haben sich auf die Länge der linksseitigen verkürzt. Diese Konnektivverkürzung ist auf die Torsion zurückzuführen, welche die rechtsseitigen Ganglien einander näher bringt. Somit erscheint der Ganglienring im Frontalschnitt nur bilateralsymmetrisch.

Sinnesorgane: Die topographisch unveränderten Augen liegen schräg seitlich cephal über den Cerebralganglien. Die Pigmentzellen der Retina enthalten schwarzes Pigment. Die rötliche, runde Linse ist mit feinen Fasern an der Zona pellucida interna befestigt. Das Osphradium weist einen nach aussen offenen, kleinen Blindsack auf. Es liegt über der Lungenhöhlenöffnung und vor dem Nierenporus.

Lungenhöhle: Die stets noch offene, grosslumige, mit Eiklar gefüllte Lungenhöhle erstreckt sich vom rechten Schalenrand senkrecht zur Medianen bis links hinüber zum Herzen, wo sie in Form einer Spitze endigt (Abb. 11).

Darmorgane

Stomodäum: Das Stomodäum hat seine definitive Lage erreicht und liegt jetzt zum erstenmal verdeckt über der vorderen Fusskante unter dem Mundlappen (Abb. 11).

Radula, Kiefer: Die basalen Radulaepithelien sind auseinander gewichen. Vom Radulaapparat zur Mundhöhle besteht jetzt eine direkte Verbindung. Auf der chitinösen Reiboberfläche können in einer sagittalen Reihe bereits 26 Zähnchen ausgezählt werden. Der Kiefer ist voll ausgebildet.

Speicheldrüsen: Die Speicheldrüsen entstehen als linke und rechte Ausstülpungen des Buccalteils der Mundhöhle.

Magen und Mitteldarmdrüse: Einleitend sei festgestellt, dass mit Beginn dieses Stadiums sämtliche Organe des Palliovisceralkomplexes, also auch das Herz, von der Torsion betroffen werden. Die Hinterregion des Magens dreht um dessen Längsachse nach links. Die beim Stadium E6 linke grössere Oeffnung kommt nach ventral, die hintere kleinere nach rechts seitlich dorsal zu liegen. Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel fällt von der unteren Oeffnung gegen die Mediane nach rechts ventral ab (Abb. 11, 12*b*). Links, an das grosse Mittel-

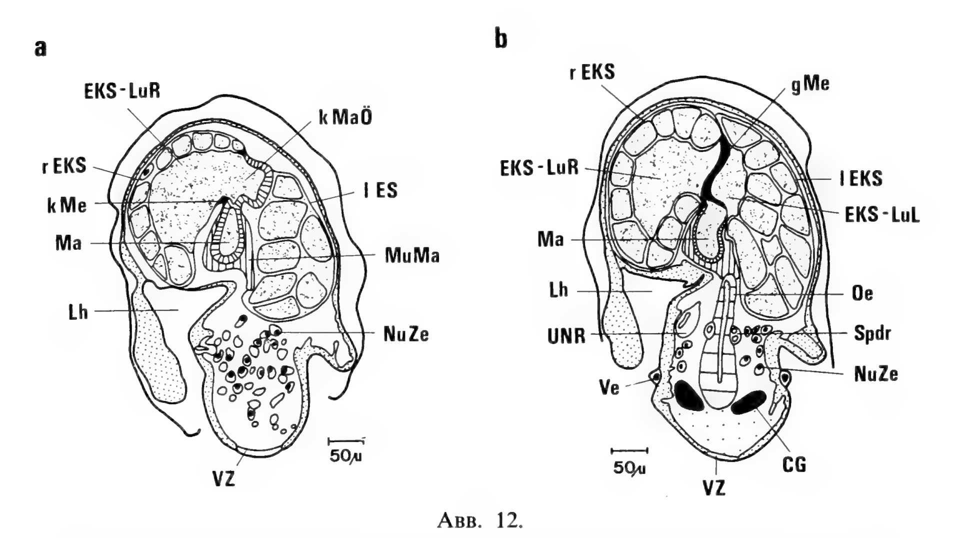


Abb. 12.

a. Frontalschnitt des Embryonalstadiums E7 auf der Höhe der kleinen Magenöffnung.
b. Frontalschnitt des Embryonalstadiums E7 durch den ventralen Teil des Magens.

darmdrüsenepithel gepresst, folgt das von ihm teilweise überdeckte Lumen des grösseren Eiklarsacks (Abb. 12*b*), der jetzt unter Herz und Magen anzutreffen ist. Von der kleineren, rechts seitlich oben befindlichen Oeffnung wächst das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel nur langsam aus (Abb. 12*a*). Der kleinere Eiklarsack füllt die ganze rechte Körperseite übe rdem grossen Mitteldarmdrüsenepithel aus (Abb. 11, 12*b*).

Eiklarsäcke: Auf der linken Körperseite, unter Herz und Magen, liegt der linke grosse Eiklarsack. Ihm zugeordnet sind die ventrale grosse Magenöffnung und das langgestreckte grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel. Auf der rechten Körperseite, leicht erhöht, ist der rechte kleinere Eiklarsack anzutreffen. Ihm zugeordnet sind die rechte kleinere Oeffnung und das nur langsam daraus auswachsende kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel (vgl. auch pg. 746-749). Die einzelnen Eiklarzellen weisen unverändert eine Höhe von 70 µ auf, sie wachsen aber in die Breite. Die Zellkerne beginnen langsam eine längliche Form anzunehmen.

Enddarm: Der Enddarm verlässt den Magen caudal dorsal und beschreibt hinter dem rechten Eiklarsack einen Bogen. Auf der rechten Schalenseite fällt er gegen die Lungenhöhle ab (Abb. 11). Der Durchbruch am Lungenhöhlenrand ist durch das Auseinanderweichen der jetzt mit dem Enddarm verwachsenen Analzellen zustande gekommen. An der Ausfuhröffnung des Enddarms ist damit ein geringfügiger ektodermaler Anteil beteiligt.

Tentakel und Mundlappen: Die Tentakel und die Mundlappen sind bei den folgenden Stadien nicht mehr speziell erwähnt, denn bis zum Schlüpfmoment nehmen sie nur noch geringfügig an Grösse zu.

Schale, Mantelhöhle: Die Schale überzieht nahezu den gesamten Palliovisceralkomplex des Embryos. Sie ist 0,7 mm lang, 0,6 mm hoch und 0,5 mm breit. Zusätzlich ist durch Einrollung (Zellvermehrung) des Ektoderms am Schalenrand die noch recht kleine Mantelhöhle entstanden. Es sei nochmals betont, dass die Mantelhöhle völlig unabhängig von der Lungenhöhle entsteht.

Geschlechtsapparat: Die Oviduktanlage ist erstmals zu beobachten. Ihr caudales Ende liegt dorsal über dem Visceralganglion. Von dort aus verläuft sie als lumenloser Mesodermstrang cephalwärts nach rechts ventral zum Fuss. Penis und Zwitterdrüse sind noch nicht vorhanden.

VII. 8. Embryonaltag (E8)

Habitus: Die Schale ist jetzt so gross, dass sich die Embryonen in sie zurückziehen können. Eine Rotation in der perivitellinen Flüssigkeit ist nicht mehr festzustellen. Alle Embryonen kriechen auf der Innenseite der Eihülle. Am meisten fallen die entstehende erste kleine Windung der Schale (Volution), der stark verlängerte Fuss, sowie die einsetzende Pigmentierung der Nackenregion, der Tentakel und der Mundlappen auf. Durch die durchsichtige Schale glänzen die Urnierenüberreste beidseitig gelblich in der Nackenregion. Das pulsierende Herz liegt links. Das Velum ist völlig resorbiert.

Urniere: Der Auflösungsprozess der Urniere ist beinahe abgeschlossen. Die spärlichen Überreste verschwinden mit dem Übergang zum Stadium E9 ganz.

Niere: Die Niere liegt an derselben Stelle wie beim vorangegangenen Stadium E7 gebogen über der Lungenhöhle (Abb. 13). Sie wird diese Position bis zum Schlüpfmoment nicht mehr wesentlich ändern. Die kubischen Zellen des Nierenbandes weisen einen basalen Kern und eine darüberliegende grosse Vakuole auf.

Nuchalzellen: Die Nuchalzellen (Länge 23 μ, Breite 14 μ) sind zu einer Gruppe in der Nackengegend vereinigt. Durch den Austritt eines Drittels (E7) sind nur noch rund 40 Stück übrig geblieben (vgl. p. 733). Die bei den einzelnen

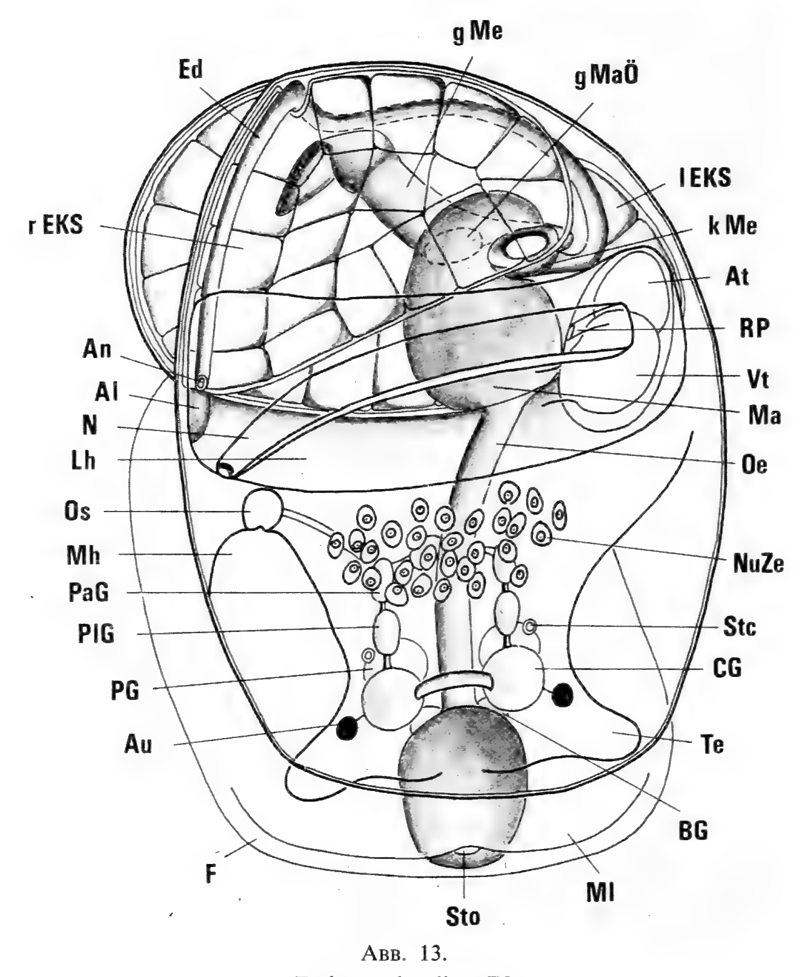


ABB. 13.
Embryonalstadium E8
(Breite: 0,6 mm/Länge: 1,0 mm/Höhe: 0,65 mm)

Zellen zu unterschiedlichem Zeitpunkt einsetzende Atrophierung wird durch aufplatzen der Vakuolen eingeleitet.

Herz: Der ganze Herzschlauch hat eine Verlagerung nach links seitlich vorn neben den Magen erfahren (Abb. 13). Der Ventrikel und das Atrium folgen in einer Horizontalebene aufeinander. Ist der Embryo in Bewegung, so können 60 Schläge pro Minute gezählt werden. Der Ruhepuls beträgt 39 Schläge pro Minute.

Sinnesorgane: Die seit drei Tagen topographisch unveränderten Augen sind schräg seitlich cephal über den Cerebralganglien sehr deutlich sichtbar. Die dunkle Farbe der Augen ist auf das schwarze Pigment in den Retinazellen zurück-

zuführen (vgl. p. 737). Die jetzt farblose runde Linse stösst direkt an die Zona pellucida interna. Das Osphradium hat sich vergrössert. Es weist unverändert ein zur perivitellinen Flüssigkeit hin offenes kleines Lumen auf.

Lungenhöhle: Die Lungenhöhle nimmt die ganze Schalenbreite ein. Sie liegt direkt unter der dorsalen Wölbung der Schale über den Darmorganen. Rechts verschliesst jetzt eine kräftige, ektodermale Falte die bis anhin unbedeckte Öffnung nach aussen. Dieser Porus befindet sich rechts am Schalenrand und nicht in der Mantelhöhle.

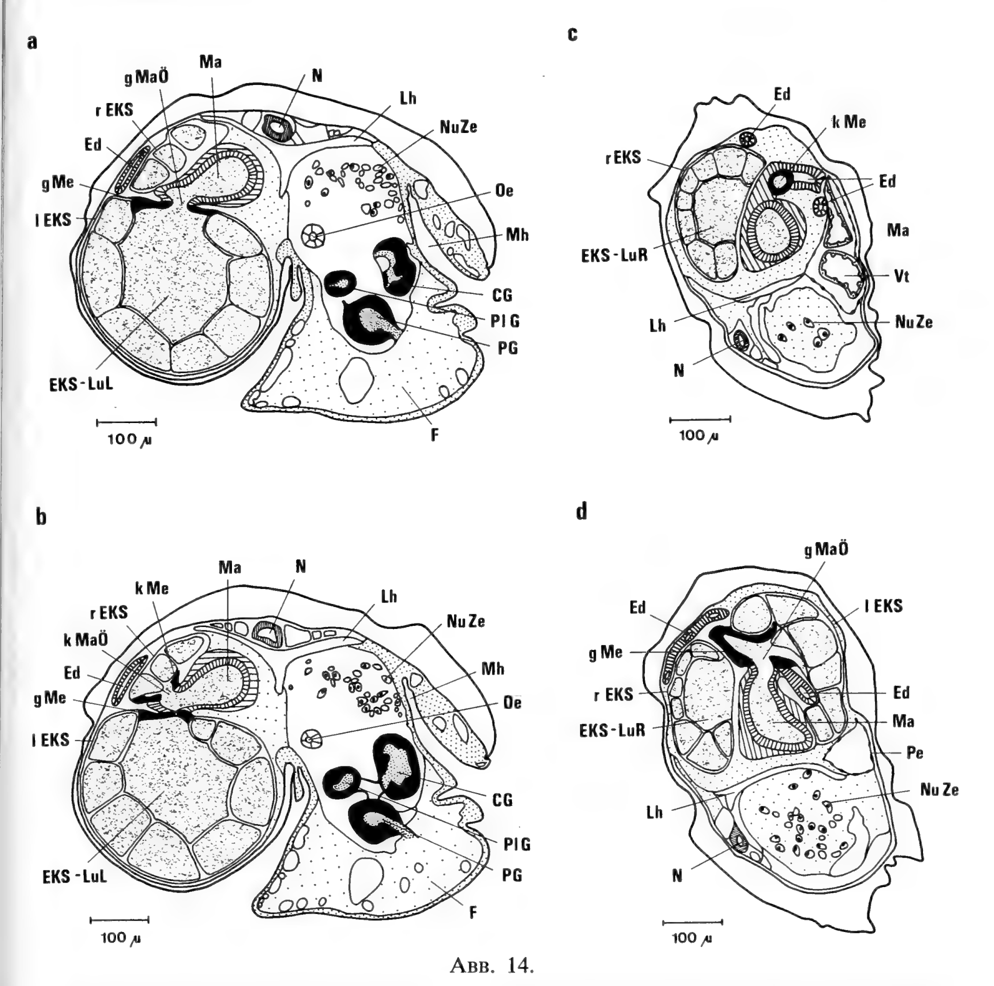


ABB. 14.

a. Sagittalschnitt des Embryonalstadiums E8 links medial durch die grosse Magenöffnung.
b. Sagittalschnitt des Embryonalstadiums E8 links lateral durch das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel (kMe) des rechten Eiklarsacks.
c. Frontalschnitt des Embryonalstadiums E8 auf der Höhe des Herzens und des kleinflächigen Mitteldarmdrüsenepithels des rechten Eiklarsacks.
d. Frontalschnitt des Embryonalstadiums E8 auf der Höhe der Enddarmanlage.

Darmorgane

Oesophag: Der Oesophag geht vom Schlundkopf caudal oben ab unterläuft die Cerebralkommissur und steigt unter der Lungenhöhle zur Mageneinmündung auf.

Speicheldrüsen: Die Speicheldrüsen haben sich stark dem Oesophag entlang nach caudal gestreckt. An ihrem caudalen Ende fallen zwei Blindsäcke auf.

Magen, Mitteldarmdrüse: Das Ende des Magens ist zur linken Seite hin abgebogen (Abb. 13, 14*c*, 14*d*). Die grosse Öffnung liegt unverändert ventral caudal, die kleine über der linken Knickstelle (Abb. 13, 14*a*, 14*c*). Das grosse Mitteldarmdrüsenepithel erstreckt sich über das Lumen des linken Eiklarsacks (Abb. 14*b*) und stösst jetzt caudal an das Schalenepithel an. Bereits ist eine Auffaltung zur Divertikelbildung, wenn auch nur andeutungsweise, am caudalen Ende zu erkennen (Abb. 13). Links von der grossen Öffnung wächst das grossflächige Epithel über dem Eiklarsacklumen in die Breite (Abb. 13). Das Auswachsen des kleinflächigen Mitteldarmdrüsenepithels ist stark retardiert. Sein Grössenzuwachs wird bis zum Schlüpfen gering sein.

Eiklarsäcke: Der linke Eiklarsack liegt horizontal im Ventralteil des Palliovisceralkomplexes und reicht bis in die feine Ausbuchtung der ersten Windung. Der rechte Eiklarsack liegt dorsal links dem grossen Mitteldarmdrüsenepithel, dem Magen und (weiter nach rechts) dem inneren Windungsbogen auf (Abb. 13). Die Eiklarvakuolen weisen noch immer eine Höhe von 70 μ auf. Die voll intakten Zellkerne sind länglich und schmal, und basal oder zwischen den grossen Eiklarvakuolen anzutreffen.

Enddarm: Der Enddarm geht unter der kleinen Öffnung des Magens horizontal nach cephal ab und biegt am Perikard nach aussen um. Hinter dem Eiklarsack schwingt er leicht nach ventral aus und fällt auf der rechten Schalenseite zum Anus hin ab.

Schale, Mantelhöhle: Die bräunliche, durchsichtige Schale ist 1,0 mm lang, 0,6 mm breit und 0,6 mm hoch. Ganz caudal rechts beginnt die noch kleine erste Windung auszuwachsen. Der oben erwähnte Windungsbogen ragt vom Windungsansatz wie ein liegender Kegel mit seiner Spitze ins Schaleninnere. Die hintere Kegelhälfte muss man sich weggeschnitten vorstellen, denn dort stösst der linke Eiklarsack in die Windung.

Die Mantelhöhle hat durch fortgesetzte Zellvermehrung des Ektoderms am Schalenrand noch mehr an Grösse zugenommen und erlaubt dem Embryo ein müheloses Zurückziehen.

Geschlechtsapparat: Die kurze lumenlose Oviduktanlage verläuft topographisch unverändert von dorsal über dem Visceralganglion beginnend cephalwärts nach rechts ventral zum Fuss. Die Zwitterdrüse tritt neu auf. Sie liegt rechts ventral neben dem Magen vor dem linken Eiklarsack. Der Penis ist noch nicht angelegt.

VIII. 9. Embryonaltag (E9)

Habitus: Die äusseren Veränderungen sind mit Ausnahme der Vergrösserung der ersten Windung geringfügig. Gestaltlich liegt der Embryo in der Form vor, wie er am elften Tag als Jungschnecke schlüpfen wird.

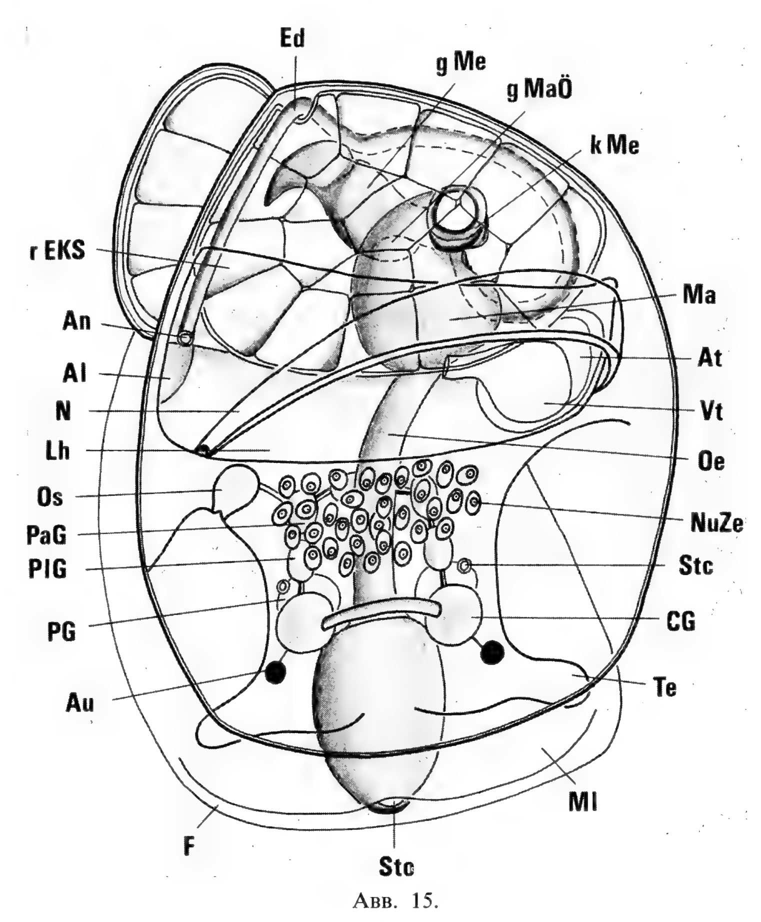


Abb. 15.

Embryonalstadium E9
(Breite: 0,7 mm/Länge: 1,0 mm/Höhe: 0,7 mm)

Niere: Die Lage der Niere ist unverändert, nur ist das Exkretionsorgan durch die Drehbewegung des Perikards links seitlich nach ventral gedehnt worden (Abb. 15).

Nuchalzellen: Das Atrophieren der Nuchalzellen dauert weiter an.

Herz: Das Herz hat sich cephal neben dem Magen schräg aufgerichtet, womit der Ventrikel über das Atrium zu liegen kommt (Abb. 13). Die Herzfrequenz beträgt jetzt 82 Schläge pro Minute.

Sinnesorgane: Die schwarzen Augen sind weiter von den Cerebralganglien abgesetzt und noch wenig seitlich von diesen nach cephal verlagert worden. Beim vor der Nierenausfuhröffnung postierten Osphradium hat die Gabelung des Blindsackes eingesetzt.

Lungenhöhle: Die Lungenhöhle beansprucht unverändert die gesamte mittlere Schalenbreite. Sie liegt wie beim Stadium E8 direkt unter der dorsalen Wölbung der Schale, über den Eiklarsäcken und über den Darmorganen.

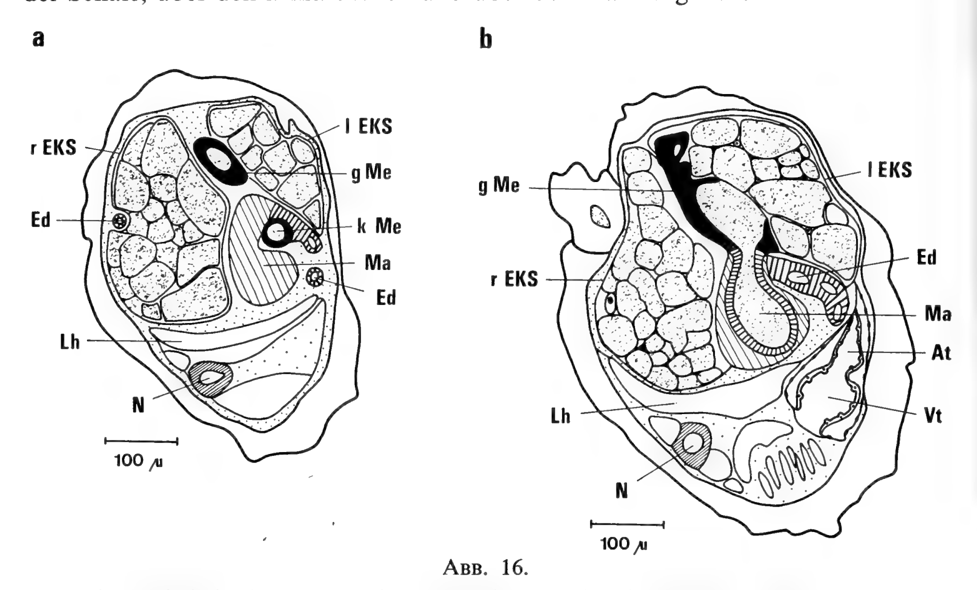


Abb. 16.

a. Frontalschnitt durch das Embryonalstadium E9 über dem Magenlumen.
b. Frontalschnitt durch das Embryonalstadium E9 auf der Höhe der Enddarmanlage.

Darmorgane

Oesophag: Der Oesophag verläuft unter der Lungenhöhle nach links und weist vor dem Aufstieg zum Magen eine Knickung auf.

Magen, Mitteldarmdrüse: Das Ende des Magens ist jetzt leicht nach links ventral abgebogen. Wie beim Stadium E7 und E8 liegt die grosse Öffnung ventral hinten, die kleine wie bei E8 links über der Magenknickstelle (Abb. 15, 16*a*).

Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel erstreckt sich wie bei E8 über das Lumen des linken Eiklarsacks und stösst an das Schalenepithel. Die Divertikelbildung nimmt caudal und links an der grossen Öffnung ihren Fortgang. Das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel liegt mitten unter dem ihm zugeordneten rechten Eiklarsack (Abb. 15).

Eiklarsäcke: Der linke Eiklarsack beansprucht den ganzen caudalen Ventralteil des Pallioviszeralkomplexes und steht praktisch senkrecht zur Medianen. Ein grosser Teil von ihm befindet sich in der ersten Windung. Der rechte Eiklarsack liegt unter der hinteren Schalenkuppe auf dem Magen und dem grossen Mitteldarmdrüsenepithel auf (Abb. 15).

Die Grösse der nun 116 μ hohen Eiklarvakuolen lässt schliessen, dass von Stadium E8 zu Stadium E9 nochmals eine sehr starke Eiklaraufnahme stattgefunden hat. Die länglichen Eiklarzellkerne sind basal und zwischen den Riesenvakuolen zu beobachten. Die in der Nähe der anstossenden Mitteldarmdrüsenepithelien liegenden Kerne, teilen sich noch bei diesem Stadium amitotisch (Abb. 22*b*). Die Eiklarzellen werden auf diese Weise polynucleär. An die Kernteilung schliesst die Zellteilung an, wobei apikal sehr kleine transitorische Zellen entstehen (vgl. p. 757). Die übrigen Eiklarzellen werden von diesem Vorgang nicht betroffen.

Enddarm: Der Enddarm geht nach seitlich links ventral ab, steigt in einem vorderen Bogen auf, verläuft der Schale entlang horizontal nach caudal und endigt auf der rechten Schalenseite beim Atemloch.

Schale, Mantelhöhle: Die Schale ist 1,1 mm lang, 0,6 mm breit und 0,6 mm hoch. Die erste Windung hat ihre Höhe verdoppelt. Für die Mantelhöhle ist keine erhebliche Erweiterung zu beobachten.

Geschlechtsapparat: Die topographischen Verhältnisse von Zwitterdrüse und Oviduktanlage sind gleich wie beim Stadium E8. Die Bildung des Penis hat noch nicht eingesetzt.

IX. 10. Embryonaltag (E10)

Habitus: Die schon sehr grosse erste Windung fällt auf. Die Embryonen sind so gross (Schalengrösse: 1,1 mm, Eigrösse: 1,2 mm), dass es ihnen nicht mehr möglich ist, beliebig an der Innenfläche der Eihülle umherzukriechen.

Nuchalzellen: Bei vereinzelten der noch verbliebenen Nuchalzellen sind die Vakuolen nach aussen aufgeplatzt.

Herz: Das Herz ist wie beim Stadium E9 links seitlich cephal neben dem Magen schräg aufgerichtet. Pro Minute zählt man 88 Schläge.

Sinnesorgane: Die Augen haben ihre definitive Position schräg seitlich über und vor den Cerebralganglien nicht mehr geändert. Das Osphradium enthält zwei Kammern, die an einen kurzen, nach aussen führenden Kanal angeschlossen sind.

Lungenhöhle: Die Lungenhöhle erstreckt sich unter der Schalenkuppe bis weit nach caudal. Sie liegt dem rechten Eiklarsack auf. Ihre hintere Wandung streicht über diesen nach vorn ventral. Die Vorderwand steigt steil bis zur Schale auf (Abb. 17).

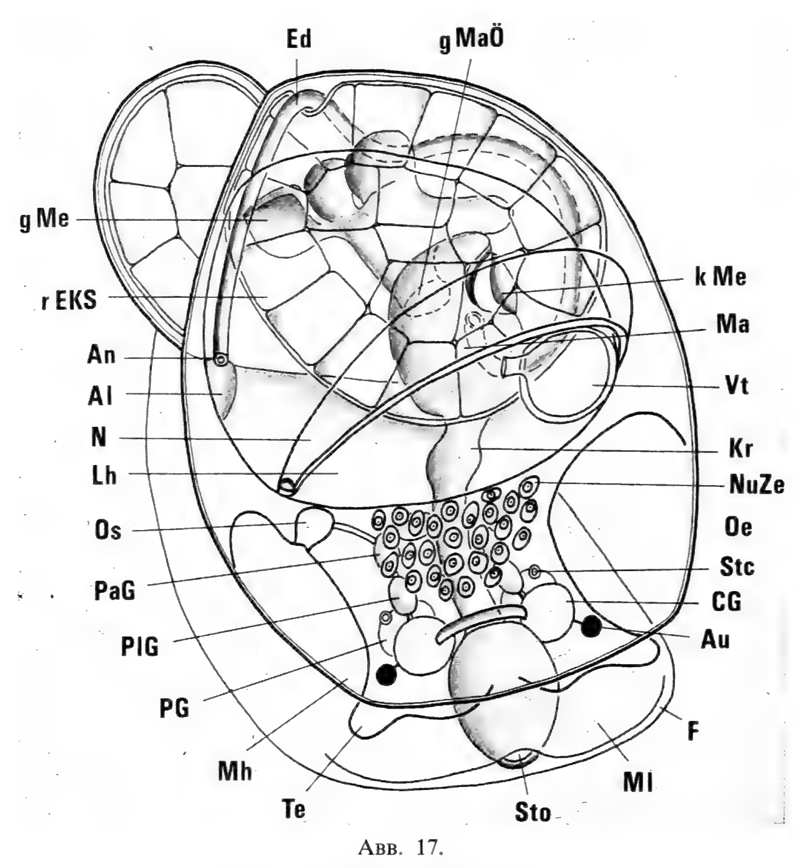


ABB. 17.
Embryonalstadium E10
(Breite: 0,8 mm/Länge: 1,1 mm/Höhe: 0,8 mm)

Darmorgane

Magen, Mitteldarmdrüse: Wie bei den Stadien E7, E8 und E9 befindet sich die grosse Öffnung des Magens ventral caudal. Die kleine ist jetzt seitlich links caudal und nicht mehr über der Knickstelle des Magens anzutreffen (Abb. 17). Diese Verlagerung der kleinen Magenöffnung zeigt eindrücklich, mit welcher Dynamik die Torsion im Palliovisceralkomplex abläuft.

Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel liegt wie bei E8 und E9 in Magennähe flach über dem Lumen des linken Eiklarsacks. Weiter nach caudal hat es dagegen schon drei Divertikelkappen gebildet, die gleichfalls über das Eiklar-

sacklumen greifen (Abb. 18*a*, *c*). Ein vierter Divertikel wächst bereits in die erste Windung aus (Abb. 17). Das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel zeigt immer noch bescheidene Ausmasse (Abb. 18*a*).

Eiklarsäcke: Der linke Eiklarsack liegt schon zur Hälfte in der kleinen Windung. Sein Lumen ist vom grossflächigen Mitteldarmdrüsenepithel überdeckt (Abb. 17, 18*a*, 18*b*). Es sei nochmals betont, dass keine einzige Eiklarzelle des

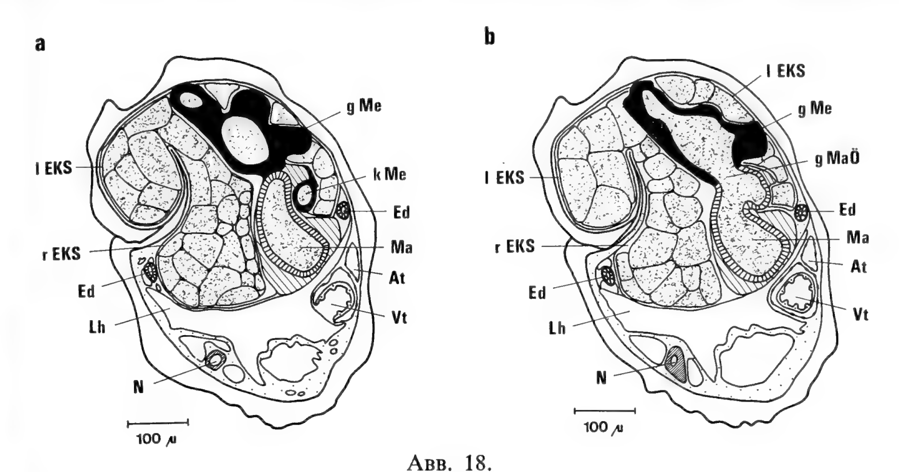


Abb. 18.

a. Frontalschnitt durch das Embryonalstadium E10 auf der Höhe des kleinflächigen Mitteldarmdrüsenepithels des rechten Eiklarsacks.
b. Frontalschnitt durch das Embryonalstadium E10 in der ventralen Magenhälfte.

linken Eiklarsacks vom grossflächigen Epithel überwachsen ist. Das Epithel überdeckt nur das Eiklar enthaltende Lumen und stösst an die Eiklarzellen an. Der rechte Eiklarsack hat sich von der rechten Schalenseite wenig distanziert und füllt den Raum zwischen der erweiterten Lungenhöhle und dem grossflächigen Mitteldarmdrüsenepithel aus.

Die Höhe der Eiklarvakuolen von nicht an die Mitteldarmdrüsenepithelien anstossenden Eiklarzellen ist auf 105 µ reduziert. Die basal und zwischen den Riesenvakuolen gelegenen länglichen Kerne sind noch immer intakt. Die beim Stadium E9 in der Nähe der Mitteldarmdrüsenepithelien entstandenen transitorischen Zellen (vgl. p. 745) trennen sich von den Eiklarzellen ab.

Enddarm: Der Enddarm verlässt den Magen nach ventral, steigt wie beim Stadium E9 in einem vorderen Bogen auf, verläuft der Schale entlang leicht gewellt nach caudal bis zum Ansatz der kleinen Windung und fällt auf der rechten Schalenseite bis zur Lungenhöhle hin ab.

Schale, Mantelhöhle: Die Schale ist 1,1 mm lang, 0,6 mm hoch und 0,7 mm breit. Die kleine Windung ist um das Dreifache höher als beim Stadium E8. Die Mantelhöhle hat nur noch wenig an Grösse zugenommen.

Geschlechtsapparat: Am caudalen Rand des rechten Tentakels ist die ektodermale Einstülpung des Penis erstmals festzustellen. Die Zwitterdrüse hat an Grösse zugenommen und ein kurzes Stück Spermiovidukt gebildet, das gegen die noch ungeteilte Oviduktanlage wächst.

X. 11. Embryonaltag (E11)

Habitus: Die schlüpfreife Jungschnecke (Schalenlänge 1,2 mm) füllt die Eihülle ganz aus. Die perivitelline Flüssigkeit ist ganz aufgebraucht. Die Eihülle wird durch ständiges Schaben mit der Radula geöffnet.

Nuchalzellen: Auch bei diesem Stadium platzen vereinzelte Nuchalzellvakuolen neu auf. Das Atrophieren der Nuchalzellen erscheint als ein recht langwieriger Prozess, der bis in die Postembryonalperiode andauert.

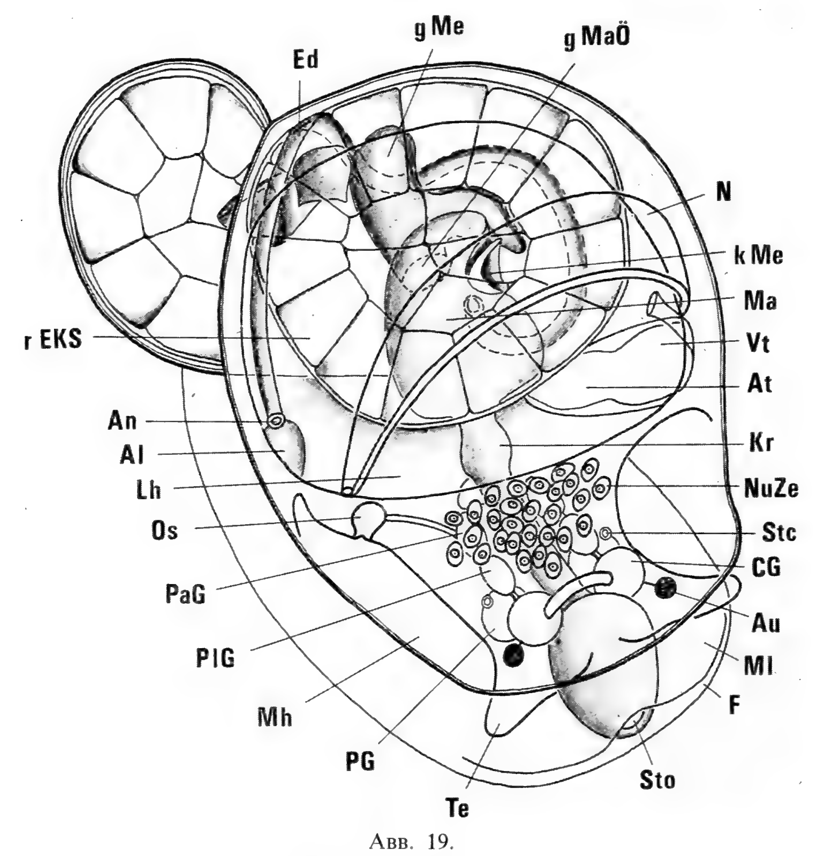


Abb. 19.

Embryonalstadium E11
(Breite: 0,8 mm/Länge: 1,2 mm/Höhe: 0,8 mm)

Herz: Das Herz liegt definitiv links seitlich cephal neben dem Magen. Seine Hauptachse steht wie beim Stadium E10 vertikal, der ganze Herzschlauch ist jedoch vom Magen abgerückt und befindet sich näher bei der Schale.

Ganglien; Der für *Limnaea*, wie für alle Pulmonaten, typische Ganglienkomplex besteht aus 2 Cerebralganglien, 2 Pedalganglien, 2 Buccalganglien, 2 Pleuralganglien, 2 Parietalganglien und einem Visceralganglion. Genaue Grössenwerte können der Tabelle II entnommen werden. Infolge stark positiv allometrischen Wachstums nimmt der Ganglienkomplex beim Schlüpfstadium relativ den grösseren Teil des Gesamtkörpervolumens ein als zum Beispiel bei der 9 Wochen alten Schnecke (vgl. Tab. III).

Fioroni und Portmann bringen in ihrer Arbeit über *Fusus* (1968) die forcierte Entwicklung der Ganglien mit den beträchtlichen nervösen Leistungen, welche für die aktive Nahrungssuche nach dem Schlüpfen erbracht werden müssen, in Zusammenhang.

Darmogane

Radula: Bei einer neun Wochen alten Schnecke wurde eine ganze Radula herauspräpariert, die ungefähr 3500 Zähne aufwies. Infolge ihrer grossen Zahl ist es äusserst schwierig, einen genauen Wert für die Radulazähne bei diesem Stadium anzugeben. Die schlüpfreife Jungschnecke ist für solche Präparationen zu klein.

Oesophag: Der dorsale, cilientragende Wulst ist verschwunden

Magen, Mitteldarmdrüse: Wie bei den Stadien E7, E8, E9 und E10 liegt die grosse Öffnung des Magens ventral caudal, die kleine ist wie bei E10 seitlich links caudal zu beobachten (Abb. 20*c*). Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel erstreckt sich einschichtig wie bei E8, E9 und E10 über das Lumen des linken Eiklarsacks bis in die kleine Windung hinein (Abb. 20*a*). Seine bei Stadium E10 erwähnten drei Divertikelkappen sind leicht vergrössert (Abb. 20*c*). Das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel ist in seiner Entwicklung immer noch stark retardiert.

Eiklarsäcke: Der linke Eiklarsack füllt die ganze kleine Windung aus. Das linke Eiklarsacklumen ist in der kleinen Windung von Eiklarzellen umgeben. Im hinteren Ventralteil des Pallioviszeralkomplexes wird das Lumen vom dorsal aufliegenden grossflächigen Mitteldarmdrüsenepithel überdeckt. Der rechte Eiklarsack liegt unter der ausgedehnten Lungenhöhle nach links verlagert auf dem Magen und dem grossen Mitteldarmdrüsenepithel auf (Abb. 19). Die Eiklarvakuolen sind wie beim Stadium E10 105 μ hoch. Ein Atrophieren der Kerne (Bloch) (1938) erfolgt nicht. Die Kerne sind im Gegenteil seit E9 in eine höchst aktive Phase getreten (vgl. p. 745).

Es ist notwendig, die eigenen Befunde über das Schicksal der Eiklarzellen und den Auswachsungsprozess der Mitteldarmdrüsenepithelien den Bloch'schen Beobachtungen gegenüberzustellen. Bloch hat als Figur 13 einen schematisierten Embryo von *Limnaea stagnalis* wiedergegeben. Darin zeichnet sie das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel

wie einen Schöpflöffel ein, der nach ihrer Ansicht den Eiklarsack bereits teilweise umgreifen und umwachsen soll. Das Auswachsen dieses grossflächigen Epithels ist von Bloch unpräzis dargestellt worden. Es scheint, dass sie das Eiklarsacklumen nicht zu deuten wusste, sonst wäre ihr bestimmt aufgefallen, dass beim Schlüpfstadium dieses Lumen, aber nicht eine einzige Eiklarzelle überdeckt ist. Auf dem Schnitt der zusätzlichen Figur 12 zeichnet Bloch sogar das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel über dem Eiklarsacklumen ein und liefert selbst den Beweis dafür, dass ihre Angaben nicht stimmen können. Auch von einem Zerfall der Eiklarzellen und einem gleichzeitigen Atrophieren der Zellkerne im Schlüpfmoment kann keine Rede sein. Die Eiklarzellen, deren Kerne sich amitotisch geteilt haben, sind bei diesem Stadium 50—62 μ hoch. Sie werden durch gewebliche Transformation bis zum 8. Postembryonaltag zu Mitteldarmdrüsenzellen transformiert. Die übrigen Eiklarzellen reduzieren ihre Höhe bis zum 8. Postembryonaltag sukzessive auf 57 μ, wobei das eingelagerte Eiklar abgebaut wird. Auch sie werden zu Mitteldarmdrüsenzellen. Die amitotisch entstandenen kleinen Apikalzellen zerfallen zwischen dem 5. und 8. Postembryonaltag. Sie haben in erster Linie die riesigen Eiklarzellen verkleinert und zugleich als Eiklarspeicher gedient. Die kleinen Apikalzellen machen damit den einzigen transitorischen Anteil des Eiklarsacks aus. Die Mitteldarmdrüse entsteht durch einen Epithelialisierungsprozess der beiden Eiklarsäcke. Der linke Eiklarsack wird zum grossen Leberlappen, der rechte zum kleinen.

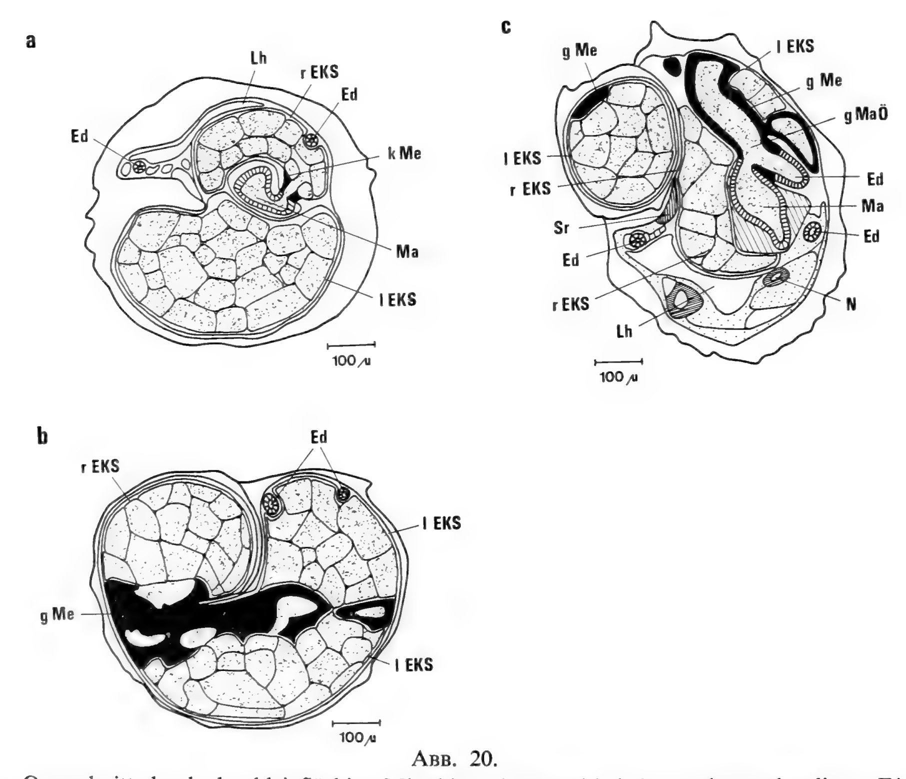


Abb. 20.

a. Querschnitt durch das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel des Embryonalstadiums E11.
b. Querschnitt durch das Embryonalstadium E11 caudal beim Übergang in die kleine Windung.
c. Frontalschnitt durch das Embryonalstadium E11 auf der Höhe der grossen Magenöffnung.

TAB. I.

Das zeitliche Auftreten der Organe.

Organ/Stadium	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9	E10	E11
Velum	—	+	+R	+R	+R	+R	—	—	—	—
Bewimperung	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—
Urniere	(+)	+D	+	+	+	DE	DE	—	—	—
Definitive Niere	Z	Z	Z	Z	+D	+	+	+	+	+
Reno-Perikardial-Gang	—	—	—	—	+D	+	+	+	+	+
Nuchalzellen	—	+	+	+	+	+A	+DE	+DE	+DE	+DE
Herz	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+
Perikard	—	—	—	(+)	(+)	+	+	+	+	+
Cerebralganglien	—	P	Z	Z	Z	+	+	+	+	+
Pedalganglien	—	—	P	Z	Z	+	+	+	+	+
Buccalganglien	—	—	—	(+)	+	+	+	+	+	+
Pleuralganglien	—	—	P	P	Z	+	+	+	+	+
Parietalganglien	—	—	P	P	Z	+	+	+	+	+
Visceralganglion	—	—	P	Z	Z	+	+	+	+	+
Osphradialganglion	—	—	—	P	Z	Z	+	+	+	+
Osphradium	—	—	—	P	E	E	+	+	+	+
Augen	—	(E)	(+)	(+)	(+)	+	+	+	+	+
Lungenhöhle	—	—	Z	EO	EO	EO	+V	+	+	+
Atemloch	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Stomodäum	+	+	+	+AB	+AB	+	+	+	+	+
Kiefer	—	—	—	(+)	(+)	+	+	+	+	+
Radula	Z	AW	AG	AG	AG	AN	+	+	+	+
Oesophag	+C	+C	+C	+C	+C	+C	+C	+C	+C	+
Speicheldrüse	—	—	—	—	—	(+)	+	+	+	+
Magen	—	(+)	+	+	+	+	+	+	+	+
Enddarm	—	AW/AZ	+AZ	+AZ	+AZ	+D	+	+	+	+
Mitteldarmdrüse	—	—	—	—	AW	AW	AW	AW	AW	AW
Eiklarsack	X	X	XL	XL	XXL	XXL	XXL	XXL	XXL	XXL
Tentakel	—	—	—	(+)	+	+	+	+	+	+
Mundlappen	—	—	—	(+)	+	+	+	+	+	+
Schale	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mantelhöhle	—	—	—	—	—	+E	+E	+E	+	+
Geschechtsapparat	—	—	—	—	—	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)

A = Austritt
AB = Absenken
AG = Abgeschlossen
AN = Angeschlossen
AW = Auswachsen
AZ = Analzellen
C = Cilien
D = Durchbruch
DE = Degeneration
E = Einsenkung, Einstülpung
L = Lumina
O = Offen
P = Proliferation
R = Resorption
V = Verschliessbar
Z = Undifferenzierter Zellkomplex
X = Ein Sack
XX = 2 Säcke
( ) = In Bildung begriffen
— = Nicht vorhanden
\+ = Voll ausgebildet

Tab. II.

Volumenanteil der einzelnen Ganglien in Bezug auf die Gesamtganglienmasse beim Schlüpfstadium und in der 9. Postembryonalwoche. (Die Ganglienvolumina wurden nach der Integrations-Methode von FRÖSCH (1971) ausgemessen und errechnet).

	Schlüpfstadium Ganglienvolumen in mm³ mal 10 − 5	9. Woche Ganglienvolumen in mm³ mal 10 − 3	Schlüpfstadium Ganglienvolumen in %	9. Woche Ganglienvolumen in %
Cerebralganglien	58	71	36,7	42,8
Buccalganglien	7	7	4,8	4,6
Pedalganglien	49	46	31,2	27,8
Parietalganglien	14	10	8,9	6,4
Pleuralganglien	7	8	4,2	5,0
Visceralganglion	9	17	6,2	10,4
Osphradialganglion . . .	13	4	8,0	3,0
Total	157	163	100,0	100,0

Tab. III.

Verhältnis des Schalenvolumens zum Gesamtganglienvolumen beim Schlüpfstadium und in der 9. Postembryonalwoche. (Die Ganglienvolumina wurden nach der Integrations-Methode von FRÖSCH (1971) ausgemessen und errechnet).

	Schlüpfstadium	9. Woche
Schalenvolumen in mm . .	0,2	800
Ganglienvolumen in mm .	$157 \cdot 10^{-5}$	$163 \cdot 10^{-3}$
Ganglienvolumen in % . .	0,78	0,02

Enddarm: Der Verlauf des Enddarms ist weiterhin kompliziert. Er geht ventral vom Magen ab, steigt wie bei den Stadien E9 und E10 in einem Bogen auf, verläuft der Schale entlang nach caudal, wo er eine kleine Schleife nach ventral aufweist, steigt wieder auf und endigt, auf der rechten Schalenseite absinkend, beim Anus (Abb. 19).

Schale: Die Schale ist 1,2 mm lang, 0,8 mm breit und 0,8 mm hoch und weist im Schlüpfmoment 1½ Windungen auf.

Geschlechtsapparat: Der Peniskolben (ektodermale Einstülpung des Penis) hat an Grösse zugenommen. Der von der Zwitterdrüse ausgewachsene Spermiovidukt verbindet neu die vergrösserte, lumenlose Oviduktanlage mit der ebenfalls vergrösserten Zwitterdrüse. Die Oviduktanlage und die Zwitterdrüse weisen dieselben topographischen Verhältnisse wie in den vorangegangenen Stadien auf. Die vorliegenden Beobachtungen zeigen, dass der Geschlechtsapparat beim Schlüpfstadium in drei Anlagen vorliegt und erst in der Anfangsphase der Entwicklung steht. Limnaea stagnalis ist nach 1½ Monaten geschlechtsreif.

E. ZUSAMMENHÄNGENDE DARSTELLUNG DER ENTODERMALEN DARMENTWICKLUNG MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER HISTOLOGIE

1. Kurze Zusammenfassung der topographischen Entwicklung

Beim späten Gastrula-Stadium (E2) ist der entoblastische Mitteldarm in den Eiklarsack und die caudale kleinzellige Darmplatte (Rabl, 1875) gegliedert (Abb. 1, 2). Der Eiklarsack besteht aus Eiklarzellen, die beinahe die ganze Gastralhöhle umschliessen (Abb. 2, 21*a*). Cephal ist der ektodermale Oesophag in den Eiklarsack durchgebrochen (Abb. 2).

Am dritten Embryonaltag (E3) wächst von der kleinzelligen Darmplatte aus nach rechts dorsal medial und links ventral medial je ein Epithel unter den Eiklarzellen durch um das Mitteldarmlumen und vereinigt sich mit dem Oesophag (Abb. 3, 21*b*). Ein direkter Kontakt vom rundlichen Eiklarsack zum Mitteldarmlumen besteht somit nur noch an den nicht unterwachsenen zwei grossen Längsöffnungen rechts ventral medial und links dorsal medial (Abb. 3). Die kleinzellige Darmplatte bildet bei diesem Stadium nicht allein die Magenwand aus. Nach ventral proliferierte Zellen formen zusätzlich das kurze Enddarmrohr (Abb. 3), welches in der Medianebene nach ventral vorstösst und sich an die erstmals sichtbaren Analzellen des Ektoderms anschliesst. Durch starkes Auswachsen der beiden Magenepithelien, links nach ventral und rechts nach dorsal, und die einsetzende Torsion des Mitteldarms um die Längsachse nach links besteht am vierten Embryonaltag, als direkte Verbindung des Mitteldarmlumens zu den Eiklarzellen, nur noch je eine mittelgrosse Öffnung dorsal rechts und ventral links (Abb. 5). Bei diesem Stadium geschieht neu etwas ganz Entscheidendes. Die jetzt in grossen Mengen aufgenommene perivitelline Flüssigkeit (= Eiklar) dringt vom Mittel-

darmlumen her durch die beiden erwähnten Magenöffnungen. Dadurch werden zwei Eiklarsacklumina gebildet (Abb. 6, 21*f*). Das kurze abgeschlossene Enddarmrohr wird von der Torsion auch beeinflusst. Die Analzone, und mit ihr das distale Enddarmende, sind nach rechts medial verschoben worden (Abb. 5). Am fünften Embryonaltag ist der Magen median stark verlängert (Abb. 7). Die ständig andauernde Torsion bewirkt, dass die dorsale rechte Öffnung von Stadium E4 nach dorsal cephal und die ventrale linke Öffnung nach ventral caudal verschoben worden ist (Abb. 7). Die beiden Öffnungen sind kleiner als am Vortag. Der Eiklarsack ist nicht mehr rundlich, sondern länglich (Abb. 7, 8). Das distale Ende des Enddarms liegt jetzt auf der rechten Körperseite (Abb. 7). Typisch für den sechsten Embryonaltag ist das Auswachsen der zwei prospektiven Mitteldarmdrüsenepithelien an den zwei Magenöffnungen (Abb. 9). Bei der topographisch unveränderten ventralen caudalen Öffnung ist ein kleinflächiges Mitteldarmdrüsenepithel entstanden, das nur das rechte Eiklarsacklumen überdeckt und an die nächstliegenden Eiklarzellen anstösst (Abb. 10*a*). Die bei Stadium E5 dorsale cephale Öffnung ist jetzt auf der linken Magenseite zu beobachten. Sie ist bedeutend grösser als die andere Öffnung. Von ihr aus ist ein grossflächiges Epithel zwischen den Eiklarzellen und dem im linken Eiklarsacklumen befindlichen Eiklar nach links ventral nicht ganz bis zum Schalenepithel ausgewachsen (Abb. 9, 10*b*). Der Eiklarsack wird durch das kleinflächige und das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel in einen rechten kleineren und einen linken grösseren Sack getrennt (Abb. 10*a*). Der rechte kleinere Eiklarsack liegt ventral im Palliovisceralkomplex (Abb. 9). Der linke grössere Eiklarsack füllt den ganzen linken Körperanteil bis dorsal über den Magen aus (Abb. 9). Auf topographische Veränderungen des Enddarms muss nicht mehr näher eingegangen werden, denn es treten später nur noch zusätzlich gebildete Schlaufen auf. Am siebten Embryonaltag beginnt die Torsion stärker zu wirken. Der linke grosse Eiklarsack kommt nach ventral unter Herz und Magen zu liegen (Abb. 11). Die grosse Magenöffnung befindet sich caudal ventral. Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel dehnt sich gegen die Mediane nach rechts ventral aus (Abb. 11, 12*b*). Im rechten Teil des Palliovisceralkomplexes ist der kleine Eiklarsack dorsalwärts gedreht worden. Die zu seinem Lumen hin offene kleinere Magenöffnung befindet sich rechts seitlich dorsal (Abb. 11, 12*a*). Beim achttägigen Embryo kann die grosse Magenöffnung topographisch unverändert ventral caudal beobachtet werden (Abb. 13, 14*a*, 14*d*). Der linke grosse Eiklarsack liegt horizontal im Ventralteil des Palliovisceralkomplexes. Er reicht bis in die feine Ausbuchtung der ersten Windung (Abb. 13). Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel erstreckt sich über das Lumen des grossen Eiklarsacks (Abb. 14*a*, 14*b*), und stösst caudal an das Schalenepithel an. Der rechte kleinere Eiklarsack liegt dorsal dem grossen Mitteldarmdrüsenepithel, dem Magen und dem inneren Windungsbogen der Schale auf (Abb. 13, 14*a*, 14*b*). Die ihm zugeordnete kleine Öffnung des Magens lässt über der linken Knickstelle

perivitelline Flüssigkeit in sein Lumen einströmen (Abb. 13, 14*b*, 14*c*). Das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel ist in seiner Entwicklung stark retardiert.

Am neunten Embryonaltag sind keine topographischen Veränderungen des Mitteldarmkomplexes zu beobachten.

Der zehnte und elfte Embryonaltag können zusammengefasst werden. Der grosse Eiklarsack, der caudal ventral im Pallioviszeralkomplex liegt, wird immer mehr in die kleine Schalenwindung hineingezogen (Abb. 17, 19). Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel, über dem Eiklarsacklumen, beginnt sich caudal beim Schalenepithel für die Divertikelbildung aufzufalten (Abb. 15, 17, 19). Die grosse Magenöffnung bleibt wie in den vorangegangenen Stadien topographisch unverändert ventral caudal (Abb. 18*b*, 20*a*). Die kleine Magenöffnung wird bei der Knickstelle auf die linke Körperseite gedreht (Abb. 18*a*, 20*b*). Der dorsal unter der Schalenkuppe gelegene kleine Eiklarsack erfährt eine leichte Verschiebung nach links (Abb. 17, 19).

Bei diesem recht komplizierten Torsionsvorgang wurden die beiden Eiklarsäcke von Stadium E6 bis Stadium E11 180°, die kleine Magenöffnung 270° und die grosse Magenöffnung 90° um die Körperlängsachse gedreht.

2. Histologie

Bei der späten Gastrula (E2) ist das Entoderm um die Gastralhöhle, mit Ausnahme des caudalen Abschnitts, zu polygonalen Eiklarzellen, die 35 μ hoch und 15 μ breit sind, ausdifferenziert worden (Abb. 21*a*). Cephal ist durch den so entstandenen Eiklarsack der kurze Oesophag durchgebrochen. Caudal hat sich der Urdarm zu einer kleinzelligen Darmplatte ausdifferenziert. Hier sind noch bis zum Stadium E3 vereinzelte Stellen mit Dottereinschlüssen zu beobachten (Abb. 21*b*). Das vom Stomodäum her eindringende Eiklar gelangt zuerst in das Gastrallumen, und wird dort von den angrenzenden Eiklarzellen in kleine apikale Vakuolen aufgenommen, die ihrerseits das Eiklar wieder an die riesige, basal gelegene Eiklarvakuole abgeben (Abb. 21*a*). Alle Kerne befinden sich apikal an die Riesenvakuole angelagert. Einen Tag später (E3) treten bereits die von der kleinzelligen Darmplatte nach rechts dorsal medial und links ventral medial zum Oesophag hin auswachsenden Epithelien auf. Die Abbildung 21*b* zeigt deutlich eine Epithelrandzone, die das Vordringen unter den Eiklarzellen bestätigt. Mit dem Anlegen des schmalen Gürtels um die Gastralhöhle setzt gleichzeitig dessen sofortige Differenzierung in ein inneres Zylinderepithel und ein äusseres Muskelepithel ein (Abb. 21*c*). Dies bedeutet, dass von der kleinzelligen Darmplatte gleichzeitig Zylinder- und Muskelepithel gebildet werden. Normalerweise entsteht das Muskelepithel des Magens mesodermal. Bei *Limnaea* ist aber bei den frühen Stadien der ganze Magen vom Eiklarsack umgeben. Die Mesodermzellen

haben somit keine Möglichkeit, sich an das Zylinderepithel anzulagern. Die Spindelachsen bei Zellteilungen im Zylinderepithel liegen parallel zu denjenigen im Muskelepithel. Die Bildung des Muskelmagens durch das Zylinderepithel ist daher ausgeschlossen. Zum Eiklarsack offene Stellen ermöglichen eine unvermin-

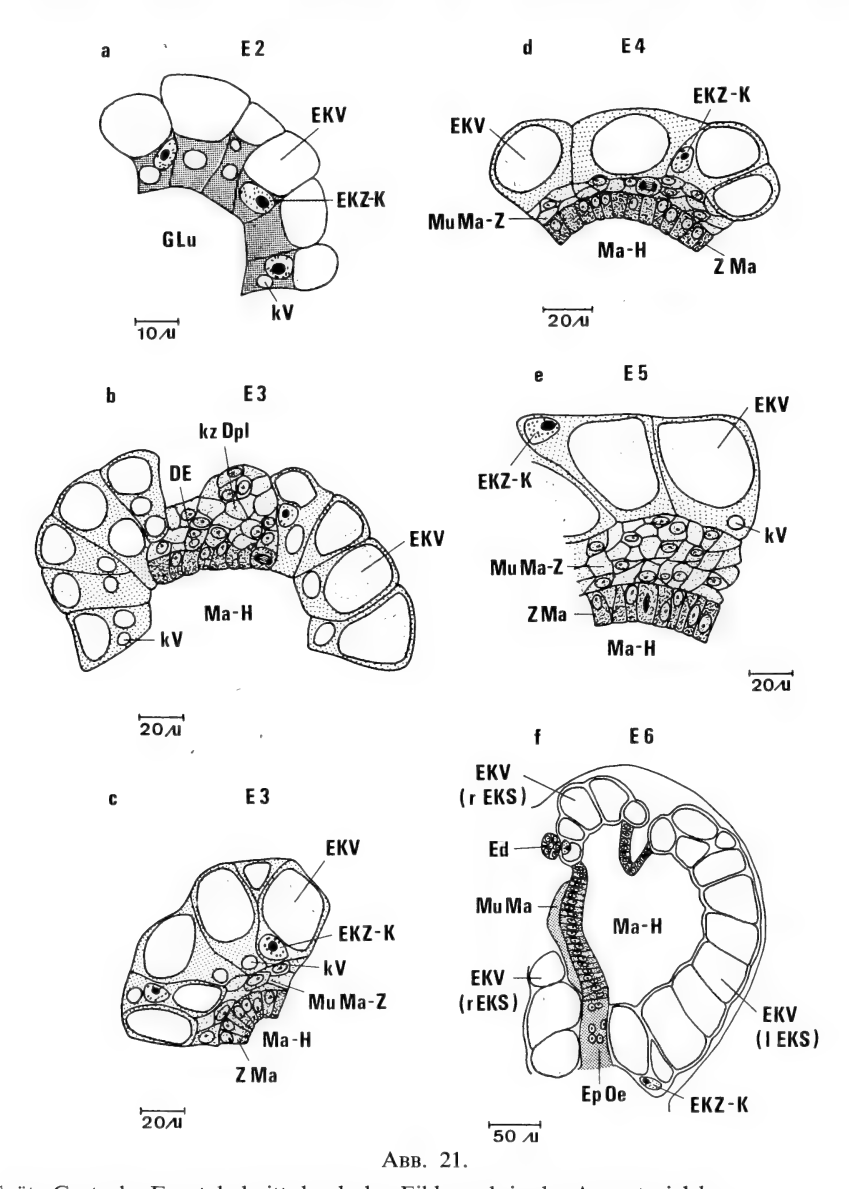


Abb. 21.

a. Späte Gastrula. Frontalschnitt durch den Eiklarsack in der Aequatorialebene.
b. Praeveliger. Frontalschnitt durch die kleinzellige Darmplatte mit auswachsender Magenwandung.
c.—f. Embryonalstadien E3—E6. Frontalschnitt durch Magenwand und Eiklarsack.

derte Eiklaraufnahme in die Eiklarzellen, die jetzt apikal mehrere grosse Vakuolen enthalten können (Abb. 21*b*). Diejenigen Eiklarzellen, die vom Magenepithel unterwachsen sind, können vorläufig keine apikalen Vakuolen mehr bilden (Abb. 21*c*). Die Höhe der Eiklarzellen beträgt für das Stadium E3 durchschnittlich 46 μ, die Breite 25 μ. Die Zellkerne sind mehrheitlich apikal über der Riesenvakuole anzutreffen (Abb. 21*b*, *c*), vereinzelte haben sich zwischen diese geschoben, und manche liegen sogar schon ganz basal. Auch WEISS (1968) hat bei *Deroceras* eine analoge Kernverschiebung geschildert.

Im Stadium E4 dringt unablässig aufgenommene perivitelline Flüssigkeit durch die beiden leicht verkleinerten Magenöffnungen ventral links und dorsal rechts und drückt alle Eiklarzellen nach aussen. Auf diese Weise entstehen zwei Lumina, die prall mit Eiklar gefüllt sind. Somit ist auch den beim Stadium E3 dem Muskelmagen aufliegenden Eiklarzellen erneut die Möglichkeit gegeben, Eiklar aufzunehmen. Die Eiklarzellkerne setzen ihre Verlagerung nach basal fort.

Die Abbildung 21*f* des Stadiums E6 zeigt die jetzt ganz mit Eiklar angefüllten Eiklarzellen. Die Zellhöhe ist auf 70 μ angestiegen und das Cytoplasma nur noch als schmaler Streifen zu erkennen. Die Zellkerne liegen alle basal. Unter den Eiklarzellen fällt das Eiklarsacklumen auf.

Bis und mit dem 8. Embryonaltag (E8) bleibt die Höhe der Eiklarzellen von 70 μ unverändert, dafür verbreitert sich die Riesenvakuole sukzessive (Abb. 22*a*).

Vom Stadium E8 zum Stadium E9 erreicht die Eiklaraufnahme ein Maximum; der 9-tägige Embryo verfügt nun über 116 μ hohe Eiklarzellen. Jetzt setzt die schon erwähnte (p. 745) amitotische Teilung der Eiklarzellkerne ein (Abb. 22*b*, c). Unmittelbar darauf schnüren sich kleine Zellen vorwiegend von der Apikalzone der Eiklarzellen ab. Durch diesen Prozess werden letztere auf 50-62 μ verkleinert. Die in unmittelbarer Nähe der auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien befindlichen Eiklarzellen haben sich geteilt. Während dem nun einsetzenden Differenzierungsprozess werden sie durch Abbau des eingelagerten Eiklars bis zum 8. Postembryonaltag zu den für das Adulttier typischen zwei Zellsorten (Sekretions-Resorptionszellen) transformiert (Abb. 22*d*, *e*). Die übrigen Eiklarzellen, die sich am 9. Embryonaltag nicht geteilt haben, reduzieren ihre Höhe bis zum 8. Postembryonaltag auf 57 μ. Auch diese Abschnitte verfügen über SR-Zellen und Kalkzellen, dazwischen liegen aber immer noch nicht ganz ausdifferenzierte Eiklarzellen mit ihrer grossen Vakuole. Das restliche Eiklar wird auf diese Weise bis zur 9. postembryonalen Woche vollständig abgebaut. Die kleinen, am 9. Embryonaltag entstandenen Zellen zerfallen zwischen dem 5. und 8. Postembryonaltag. Das Auswachsen der prospektiven Mitteldarmdrüsenepithelien bei den beiden Magenöffnungen setzt präzis am 6. Embryonaltag ein. Auf topographische Veränderungen, die in der Normentafel verfolgt werden können und auch eingangs erwähnt wurden, sei an dieser Stelle nicht mehr eingegangen;

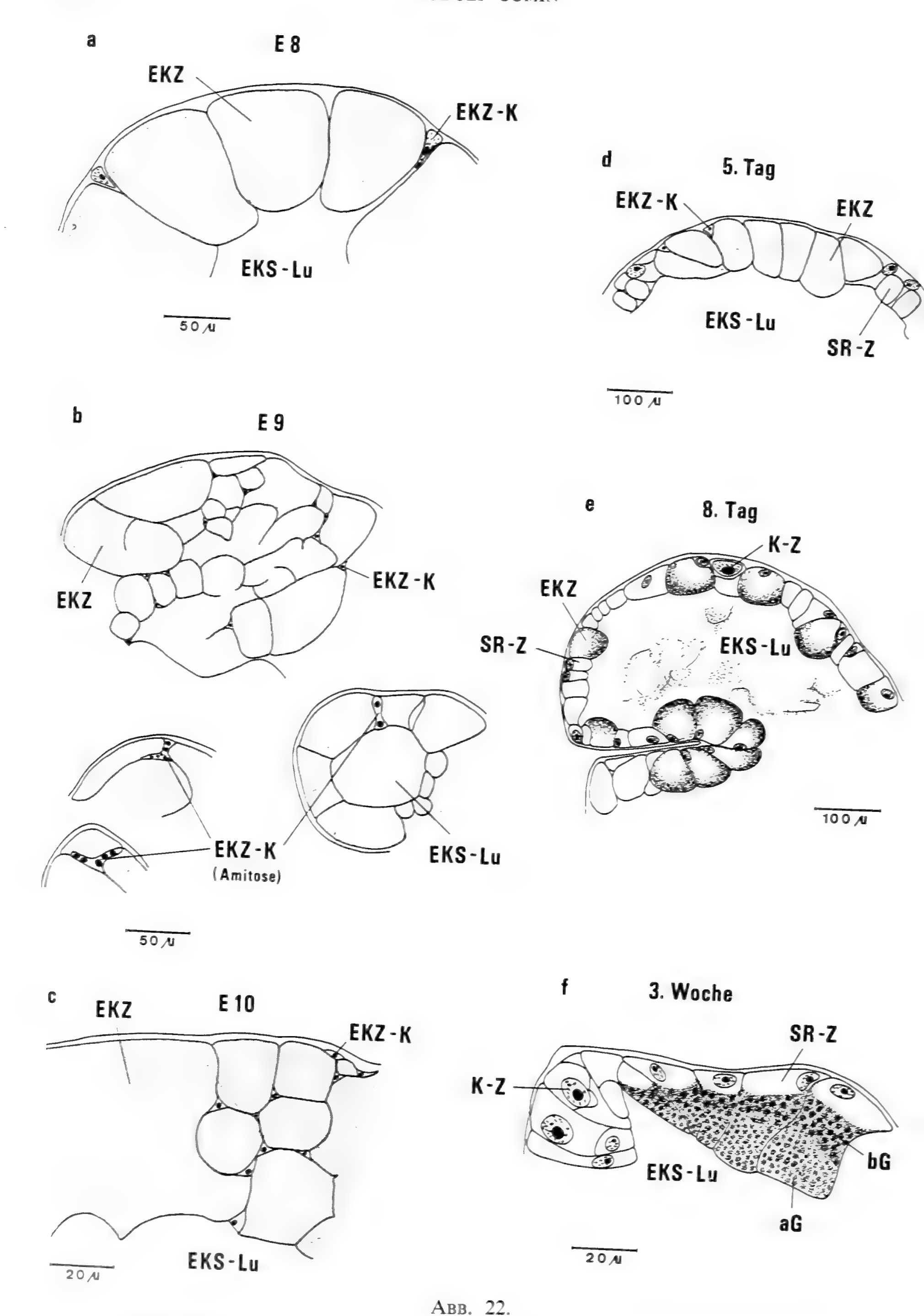


ABB. 22.

Epithelialisierungsprozess des Eiklarsacks zu adultem Mitteldarmdrüsenepithel vom Embryonalstadium E8 bis zur 3. Postembryonalwoche. Frontalschnitte des Eiklarsacks.

doch sei betont, dass den auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien anfangs auch eiklarverdauende Funktion zukommt.

Das grossflächige und das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel machen eine identische Differenzierung zur definitiven Struktur durch. Die im folgenden geschilderten Veränderungen zum definitiven Mitteldarmdrüsenepithel gelten deshalb für alle diese Zonen. Dieses besteht beim Stadium E6 aus dicht gedrängten, hochprismatischen Zellen, die auch für den Magen typisch sind. Das Cytoplasma ist regelmässig in den Zellen verteilt (Abb. 23*a*). Das Stadium E7 verfügt schon über mit Eiklar gefüllte apikale Vakuolen, die sich gleichmässig mit Benzopurpurin anfärben (Abb. 23*b*). Tags darauf liegt das Eiklar in den Vakuolen nicht mehr kompakt, sondern fein tröpfchenförmig vor. Eine starke Vergrösserung des Zellumfangs ist am 9. Embryonaltag zu beobachten. Die Vakuolen sind stark angeschwollen, das darin enthaltene Eiklar aber wieder schwach und regelmässig angefärbt (Abb. 23*c*). Bis zum Schlüpfen ist die nun beginnende Differenzierung zur definitiven Mitteldarmdrüsenstruktur abgeschlossen (Abb. 23*d*, *e*). Das Schlüpfstadium erlaubt eine klare Gliederung in SR-Zellen, Kalkzellen und Ersatzzellen. Die adult typischen, gestaffelten Granulabänder der SR-Zellen fehlen noch. Im Vergleich zu den BLOCH'schen Angaben fällt auf, dass in ihren Beschreibungen die Epithelübergangsstadien vom 6. bis zum 9. Embryonaltag mit der einfachen Vakuole in jeder Zelle fehlen. Es ist unklar, warum nach ihrer Aussage das Mitteldarmdrüsenepithel direkt die für die Adultform typischen Zellen ausbilden soll. Bezüglich des Schlüpfstadiums stimmen die BLOCH'schen Angaben mit den hier vertretenen überein. Auch BLOCH ist der Ansicht, dass dem Mitteldarmdrüsenepithel beim Schlüpfen zuerst eiklarverdauende Funktion obliegt. In den länglichen SR-Zellen über den basalen Kernen fallen sofort die mittelgrossen Eiklartröpfchen auf. Die Kalkzellen sind an der Eiklarresorption unbeteiligt.

Das Mitteldarmdrüsenepithel der drei Wochen alten Schnecke weist in den SR-Zellen die von BLOCH und WEISS *(Deroceras)* schon beobachteten 2 Sorten Granula auf: 1. schwächer angefärbte Granula, die eventuell gleichbedeutend mit den „clear granules" von ROSENBAUM und DITZION (1963), oder den „apical vacuoles" von SUMNER (1965), sind; 2. die als „grüne Granula" bezeichneten Einschlüsse. In der fünften postembryonalen Woche treten zusätzlich noch kleine gelbe haufenförmig konzentrierte Granula auf.

Zusammenfassend sei festgestellt, dass die Eiklarzellen entgegen BLOCH nicht zerfallen, sondern eine gewebliche Transformation durchlaufen (vgl. pg. 745/749). Diese geht nicht an allen Stellen des Eiklarsacks gleich schnell voran. Die auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien umwachsen nicht den Eiklarsack (BLOCH), sondern überdecken nur die Eiklarsacklumina und stossen an die Eiklarzellen an. Diese direkt berührten Eiklarzellen sind die ersten, die sich geweblich zu transformieren beginnen.

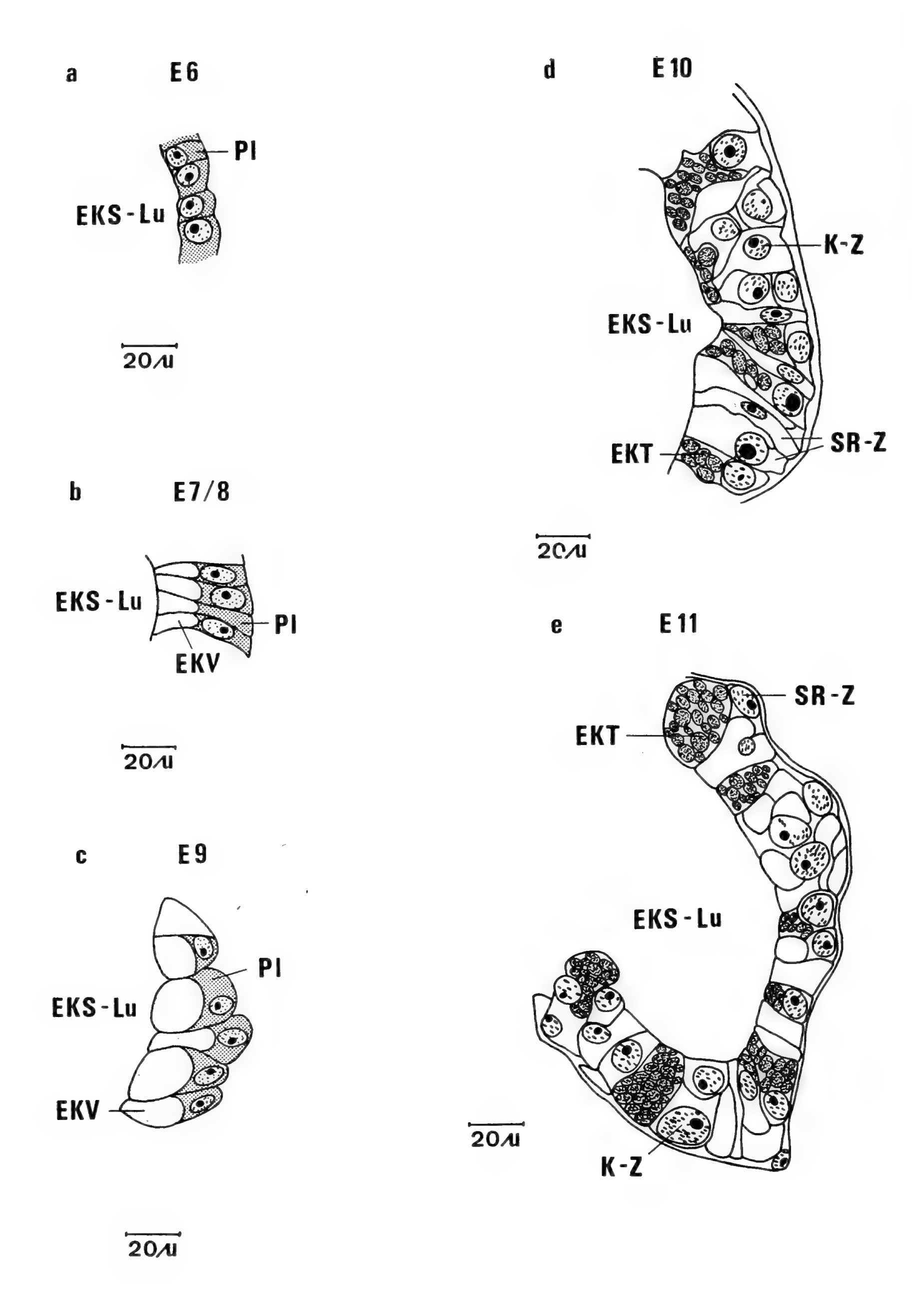


ABB. 23.

Ausbildung und gewebliche Transformation des Mitteldarmdrüsenepithels zu den verschiedenen Zellformen der Mitteldarmdrüse im Laufe der embryonalen Entwicklung. Frontalschnitte des Mitteldarmdrüsenepithels.

WEISS (1968) hat bei den Limaciden festgestellt, dass in der zweiten embryonalen Entwicklungsperiode ein linkes und ein rechtes Mitteldarmdrüsenepithel aus dem Magen auswachsen. Das linke Epithel tritt mit dem Eiklarsack in Verbindung, das rechte entwickelt sich selbständig. Beide Epithelien bauen zuerst Eiklarvakuolenzellen auf. Die Eiklarsackzellen beginnen sich postembryonal geweblich zu transformieren.

Die Limaciden und *Limnaea* lassen, wenn von der unterschiedlichen Zuordnung der Mitteldarmdrüsenepithelien zum Eiklarsack abgesehen wird, identische Phasen, die zur definitiven Struktur der Mitteldarmdrüse führen, erkennen. Nach den Angaben von GHOSE (1962), die unbedingt erneut zu überprüfen sind, soll *Achatina* einen rein transitorischen Eiklarsack besitzen. Zwei vom Magen ausgehende Mitteldarmdrüsenepithelien umwachsen den Eiklarsack und resorbieren die Eiklarzellen. GHOSE's Befunde schwächen vorläufig noch die naheliegende Vermutung ab, dass es sich beim Eiklarsack der Stylo- und Basommatophoren um homologe Bildungen handelt.

FIORONI-PORTMANN (1968) haben bei *Fusus* (Prosobranchier) beobachtet, dass die aus dem Magen auswachsenden zwei Mitteldarmdrüsenepithelien schon frühzeitig adulttypische SR—Zellen aufweisen. Die Eiklarzellen von *Fusus* durchlaufen keine gewebliche Transformation. FIORONI-PORTMANN (1968) sprechen von einer Reduktion der Eiklarzellen auf Kosten der allseitig vorwachsenden Resorptionszellen. Somit kann für die Pulmonaten und Prosobranchier nur in Bezug auf den Abbau des Eiklars unter Beteiligung von topographisch der definitiven Mitteldarmdrüse entsprechenden Darmteile eine prinzipielle Übereinstimmung festgestellt werden.

F. DISKUSSION

I. ORGANOGENESE VON LIMNAEA STAGNALIS IM VERGLEICH ZU DEN ÜBRIGEN PULMONATEN

Physa besitzt auf Grund der Angaben von WIERZEJSKI (1905) und RAVEN (1958) ein mit Cilien besetztes einreihiges Velum mit 13—14 Zellen, wobei über beiden Enden zwei enorm entwickelte Trochoblasten ihren Platz einnehmen. *Planorbis* weist laut RABL (1875) ein zweireihiges Velum ohne Cilien auf. Eine genaue Zellangabe liegt im Gegensatz zu HOLMES, der bei der amerikanischen *Planorbis trivolvis* 11 Zellen festgestellt hat, nicht vor. Bei *Helix* (MEISENHEIMER, 1912) ist das Velum minimal ausgebildet, was nach GHOSE (1963) auch für die bewimperte Anlage von *Achatina* zutrifft. *Limax*, *Arion* und *Agriolimax* besitzen nach CARRICK (1938), MEISENHEIMER (1898) u.a. kein Velum mehr. Das Velum von *Limnaea* wurde erstmals von LANKESTER (1874) gefunden, und RAVEN (1946*b*) gibt präzisierend an, dass eine Zellreihe mit grossen Trochoblasten über deren Ende vorliegt. Unsere Untersuchungen haben gezeigt, dass das einreihige Velum von *Limnaea* aus 16 Zellen besteht. Damit differiert die Zellzahl von *Physa* und *Limnaea* nur wenig.

Über die Genese der Pulmonaten-Urniere existieren die drei nachfolgenden Auffassungen: MEISENHEIMER (1899), FOL (1879/80), WOLFSON (1880), JOURDAIN

(1884) und BOETTGER (1944) vertreten die ektoblastische Herkunft. VON ERLANGER, 1881 *(Planorbis)* und CARRICK, 1938 *(Agriolimax)* erwähnen die Ekto-Mesoblastabstammung, wobei der ausführende Kanal ektoblastischen Ursprungs sein soll. Für GHOSE, 1963 *(Achatina)*, WIERZEJSKI, 1905 *(Physa)* und RABL, 1875 *(Planorbis)* besteht kein Zweifel an der rein mesoblastischen Genese. Die Urniere entsteht nach den vorliegenden Untersuchungen rein mesodermal.

Auch die Herkunft der definitiven Niere ist umstritten. WIERZEJSKI, RABL und GHOSE befürworten eine mesoblastische Genese. MEISENHEIMER tendiert auf eine ektoblastische Abstammung. Die definitive Niere von *Limnaea* entsteht zur Hauptsache mesodermal. Nur der ausführende Porus wird vom ektodermalen Lungenhöhlenepithel gebildet.

Die von LEREBOULLET (1862) entdeckten und von ihm als nervöse Elemente gedeuteten Nuchalzellen haben in Bezug auf ihre Funktion und Herkunft verschiedene Ansichten aufkommen lassen. WIERZEJSKI (1905), BLOCH (1938) und GHOSE (1963) schreiben den Nuchalzellen exkretorische Funktion zu. LANKESTER (1874) sieht darin die Anlage der Cerebralganglien und WOLFSON (1880) das Embryonalgehirn. Die Funktion bleibt FOL (1879/80), RANJAH (1942) und RABL (1875) unklar. Über die Herkunft schweigen sich die meisten Verfasser aus. Einzig FOL und VON ERLANGER vertreten die ektoblastische und WIERZEJSKI, BLOCH und GHOSE die mesoblastische Genese. Die Nuchalzellen entstehen bei *Limnaea* rein mesodermal. Vermutlich üben sie eine exkretorische Funktion aus. Es sei betont, dass entgegen BLOCH's Angaben am 7. Embryonaltag nicht alle Nuchalzellen bei der Apikalzone austreten. Bei 6269 bis zum Schlüpfmoment beobachteten Embryonen trat im Maximum nur ein Drittel des Nuchalzellbestandes aus. Die restlichen zwei Drittel atrophieren später in der Nackengegend. ARNI (in Vorbereitung), der Schlüpfstadien von Land- und Süsswasserpulmonaten vergleichend-morphologisch untersucht, ist unabhängig zum selben Ergebnis gekommen. Abschliessend sei beigefügt, dass auf Schnitten von drei Wochen alten Schnecken noch Nuchalzellen auftreten.

Bis auf MEISENHEIMER (1898), VAN BENEDEN und WINDISCHMANN (1841), die für *Limax* die Ektoblastabstammung unterstreichen, sind sich alle Forscher einig, dass Herz und Perikard mesoblastischen Ursprungs sind. Unstimmigkeiten bestehen nur darüber ob das Herz oder das Perikard zuerst, oder beide gleichzeitig gebildet werden, wie dies GHOSE (1963*b*) bei *Achatina* festgestellt hat. Für MEISENHEIMER, VAN BENEDEN und WINDISCHMANN (alle *Limax*), LEREBOULLET *(Limnaea)* und FOL (Wasserpulmonaten) ist die Herzentwicklung vor der Ausbildung des Perikards abgeschlossen. Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen für *Limnaea* diese Ansicht.

In der ganzen Pulmonaten-Literatur kann übereinstimmend festgestellt werden, dass der gesamte Ganglienkomplex ektoblastischer Herkunft ist (GHOSE (1963*a*), WIERZEJSKI (1905), SCHMIDT (1895), HENCHMANN, FOL (1879/80), RABL

(1875), MEISENHEIMER (1898), RAVEN (1958), RÉGONDAUD (1961*b*)). Auch *Limnaea* bildet keine Ausnahme. MEISENHEIMER gibt für *Limax* an, dass die Pedalganglien zuerst vollständig ausgebildet seien und dehnt diese Aussage auf alle Pulmonaten aus. Für *Limnaea* trifft diese Feststellung nicht zu, weil die Cerebralganglien den Pedalganglien in der Entwicklung voraus sind.

MEISENHEIMER, RABL, WIERZEJSKI und RAVEN schildern für die Entstehung der Augen Ektodermeinsenkungen mit anschliessender Abschnürung. FOL spricht bei den Basommatophoren von einer Abspaltung vom Ektoderm. An der Linsenbildung sind bei den einen Autoren nur die sekretionsfähigen Pigmentzellen der Retina, bei den andern Autoren zusätzlich die Zellen der Zona pellucida interna beteiligt. Die Augenbläschen von *Limnaea* entstehen auf Grund der vorliegenden Untersuchungen durch Ektodermeinsenkung mit anschliessender Abschnürung. Die Pigmentzellen der Retina und die Zellen der Zona pellucida interna bilden durch gemeinsame Sekretabgabe in den Augenbecher die Linse.

MEISENHEIMER, 1898 *(Limax)* und RÉGONDAUD, 1964 *(Limnaea)* beschreiben für die Entstehung der Lungenhöhle eine Einstülpung des Ektoderms. Die Einrollung des Mantels beim Schalenrand zur Bildung der Mantelhöhle erfolgt unabhängig zu einem späteren Zeitpunkt. Es muss betont werden, dass die Lungenhöhle und die Mantelhöhle in keiner Beziehung zueinander stehen. Die diesbezüglichen Angaben von RÉGONDAUD können bestätigt werden. Die Lungenhöhle der Pulmonaten ist damit auf keinen Fall mit der Mantelhöhle der Prosobranchier zu homologisieren.

Bei *Limnaea* (BLOCH, 1938), *Planorbis* (RABL, 1875), *Limax* (MEISENHEIMER, 1898), *Deroceras* (WEISS, 1968) und *Achatina* (GHOSE, 1962*b*) entsteht die Radula als ektoblastische ventrale Ausstülpung des Mundhöhlenbodens, die sich sukzessive in die Länge zieht. Bei *Physa* (WIERZEJSKI, 1905) entsteht durch Zellproliferation an der gleichen Stelle ein traubenförmiger Zellpfropf, in dem sekundär eine Lumenbildung erfolgt. Der Kiefer entsteht bei allen Pulmonaten in der Grenzregion zwischen Mundhöhle und Pharynx durch eine chitinöse Abscheidung aus den Ektodermzellen. Die bisherigen *Limnaea* betreffenden Literaturangaben über die Radulabildung und Kieferbildung können bestätigt werden.

Der ektodermal entstandene Ösophag von *Limnaea* ist wie bei *Planorbis* (RABL), *Limax* (MEISENHEIMER) und *Deroceras* (WEISS) anfangs kurz und von gedrungenem Aussehen. Frühzeitig, mit dem Auswachsen des Oesophags, bildet sich der cilientragende, dorsale Längswulst aus. Die Cilien dienen dem embryonalen Nährstofftransport.

Bei *Limnaea* (BLOCH), *Physa* (WIERZEJSKI), *Limax* (MEISENHEIMER), *Achatina* (GHOSE) entstehen die Speicheldrüsen am 7. Embryonaltag als Ausstülpungen des Buccalteils der Mundhöhle. Anschliessend erfolgt die Verlängerung dem Oesophag entlang und die Bildung der Blindsäcke.

Bei *Limnaea*, *Planorbis* und *Physa* liegt nach BLOCH, RABL und WIERZEJSKI im späten Gastrulastadium eine Zweigliederung des entoblastischen Mitteldarms vor. Die kleinzellige Darmplatte, welche die caudale Archenteronwandung bildet, besteht aus prismatischen oder zylindrischen Zellen. Der Urdarm hat sich im caudalen Abschnitt nicht zu Eiklarzellen ausdifferenziert. Als Zweites fallen rundliche oder polygonale, ebenfalls aus dem Urdarm entstandene Eiklarzellen auf, die weniger zahlreich, aber bedeutend grösser sind und die Gastralhöhle umgeben. Alle Eiklarzellen zusammen bilden den Eiklarsack. Von der kleinzelligen Darmplatte wachsen schon sehr früh äquatorial rechts und links je ein schmales Epitel um die bis zu diesem Zeitpunkt von Eiklarzellen eingeschlossene Gastralhöhle und vereinigen sich mit dem Oesophag. Das Umwachsen der Gastralhöhle bedeutet gleichzeitig ein Unterwachsen von Eiklarzellen. Auf diese Weise ist nach BLOCH, RABL und WIERZEJSKI die Magenwandung mit zwei Öffnungen entstanden. Bei *Limnaea* (BLOCH), *Planorbis* (RABL), *Physa* (WIERZEJSKI) wächst im zweiten Drittel der Embryonalperiode bei jeder Magenöffnung ein prospektives Mitteldarmdrüsenepithel aus. Diese Epithelien teilen den Eiklarsack in zwei ungleich grosse Säcke. Eine Angliederung des ganzen Eiklarsacks zum linken Mitteldarmdrüsenepithel und die autonome Entwicklung des rechten Epithels erfolgt bei *Limax* (MEISENHEIMER) und *Deroceras* (WEISS). RABL *(Planorbis)*, MEISENHEIMER *(Limax)*, WIERZEJSKI *(Physa)*, FOL (Wasserpulmonaten) und WEISS *(Deroceras)* sind der Ansicht, dass der Eiklarsack einen Epithelialisierungsprozess zu adultem Leberepithel durchmache. BLOCH, WOLFSON und LANKESTER (alle *Limnaea*) und GHOSE *(Achatina)* vertreten dagegen die Auffassung, dass die bei den zwei Magenöffnungen ausgewachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien den Eiklarsack ganz umwachsen und vor dem Schlüpfen sämtliche Eiklarzellen resorbieren. — Auf Grund der vorliegenden Untersuchungen unterwachsen die schmalen, von der kleinzelligen Darmplatte gebildeten Magenepithelien entgegen BLOCH den Eiklarsack nicht äquatorial rechts und links, sondern rechts dorsal und links ventral medial. Die beiden Eiklarsäcke werden nie von den Mitteldarmdrüsenepithelien umwachsen und ihre Eiklarzellen nicht resorbiert. Beim Stadium E4 dringt Eiklar vom Mitteldarmlumen her durch die beiden Magenöffnungen und drängt die Eiklarzellen nach aussen. So entstehen zwei Eiklarsacklumina. Diese Lumina, aber keine einzige Eiklarzelle, werden von den Mitteldarmdrüsenepithelien überdeckt. Die Epithelien stossen nur an die nächstliegenden Eiklarzellen an. Die Eiklarzellen selbst durchlaufen eine gewebliche Transformation und werden zu adulttypischen Mitteldarmdrüsenzellen (SR-Zellen). Beim Vergleich von Basommatophoren und Stylommatophoren fällt auf, dass die auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien und der Eiklarsack nicht in gleicher Beziehung zueinander stehen. Trotzdem muss die übereinstimmende mehrphasige Morphogenese des Mitteldarmkomplexes hervorgehoben werden.

Nach MEISENHEIMER entsteht bei *Limax* der Enddarm aus einer Ektodermein-

stülpung, die einwächst, sich abschnürt und daraufhin die Verbindung mit dem entodermalen Mitteldarm eingeht. WIERZEJSKI ist der Auffassung, dass bei *Physa* der Enddarm mesodermal entstanden ist. RABL und GHOSE treten klar für die entoblastische Genese ein, wobei RABL *(Planorbis)* von einer entoblastischen Ausstülpung aus dem Mitteldarm überzeugt ist. Auch GHOSE hat bei *Achatina* eine Zellproliferation von der kleinzelligen Darmplatte beobachtet. Der Durchbruch vom Magen zum Enddarm erfolgt später. Der Darmdurchbruch wird für *Limnaea* (BLOCH), *Deroceras* (WEISS) und *Achatina* (GHOSE) als im letzten embryonalen Drittel erfolgend angegeben. WIERZEJSKI verlegt ihn bei *Physa* auf postembryonale Tage. Analzellen besitzen *Physa* (WIERZEJSKI) und *Limnaea* (RAVEN). Der Enddarm entsteht nach den vorliegenden Untersuchungen gleich wie bei *Achatina*. Auch das Öffnen vom Magen- zum Enddarmlumen verläuft analog. Der Darmdurchbruch erfolgt am 7. Embryonaltag. An der Bildung der Ausführöffnung hat das Ektoderm nur durch die Analzellen Anteil. Der Enddarm ist somit weitgehend entodermalen Ursprungs.

FOL (1879/80) spricht die Schalendrüse als „invagination préconchylienne", BOBRETZKY (1877) als „Schalengrube" und LEREBOULLET (1862) als „tube rectal" an. Auch RABL, 1875 *(Planorbis)*, TIMMERMANNS, 1969 und RAVEN, 1958 (beide *Limnaea*) schildern eine Ektodermverdickung und die darauffolgende Invagination, welche bald von einer Streckungsphase (=Evagination) abgelöst wird. RABL und RAVEN können bestätigt werden.

Die Genese des Geschlechtsapparates ist für *Limnaea* von EISIG (1869), KLOTZ (1889) und FRASER (1946) schon sehr genau untersucht worden. Diese Autoren stellen fest, dass die Entwicklung des Geschlechtsapparates in der späten Embryonalperiode einsetzt, aber bis zum Schlüpfmoment noch nicht abgeschlossen ist. Nach EISIG entwickeln sich Penis, Oviduktanlage und Zwitterdrüse aus drei gesonderten Anlagen. Der Penis legt sich selbständig am caudalen Rand des rechten Tentakels als Ektodermeinstülpung an. Die Oviduktanlage und die Zwitterdrüse entstehen mesodermal. Die Oviduktanlage tritt rechts vom Oesophag, die Zwitterdrüse ventral rechts vom Magen, vor dem Eiklarsack auf. Nach EISIG's Angaben teilt sich die kurze Oviduktanlage, nachdem sich der von der Zwitterdrüse auswachsende Spermiovidukt mit ihr vereinigt hat, in Uterus und Prostata. Der Vas efferens, welcher die Prostata und den Penis verbindet, wird vom letzteren gebildet. KLOTZ bestätigt prinzipiell EISIG's Angaben. Nach seinen Beobachtungen ist die Oviduktanlage an der Bildung des Zwitterganges mitbeteiligt. FRASER hat die gleichen Beobachtungen wie EISIG und KLOTZ gemacht. Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen EISIG's Beobachtungen, dass die Zwitterdrüse allein für die Bildung des Spermiovidukts zuständig ist. Im Schlüpfmoment sind die drei bereits genannten Anlagen (Penis, Oviduktanlage, Zwitterdrüse) vorhanden. Die Entwicklung des Geschlechtsapparates ist postembryonal nach 1½ Monaten abgeschlossen.

II. Allgemeine embryologische Kriterien

1. *Metamorphose*

Nach der Ontogeneseklassierung von Geigy-Portmann (1941) ist jede Metamorphose als mit einem Formwechsel verknüpfter Prozess durch das Vorkommen von auf Embryonalstadien folgende, als „Larven" zu bezeichnende Entwicklungsstufen charakterisiert. Diese unterscheiden sich von den ersteren durch besondere transitorische „Larvalorgane"; deren Funktion fällt in diese Entwicklungsperiode. Jede Metamorphose umfasst den Abbau larvaler, den Neuaufbau adulter und das Weiterbestehen von larvo-adulten Organen. Die für die Gastropoden typische indirekte Entwicklung, welche mit einer Metamorphose verknüpft ist, läuft während der ganzen Embryonalperiode von *Limnaea stagnalis* innerhalb der Eihüllen ab. Für die Embryonalzeit werden rein transitorische Organe angelegt (dorsaler Cilienwulst im Oesophag, Urniere, Velum, Nuchalzellen, Kopfblase), die nach Erfüllung ihrer larvalen Funktion wieder verschwinden. Fioroni betont in seiner umfassenden Prosobranchierarbeit (1966), entgegen der Ansicht Carrick's (1938), dass die Baso- und Stylommatophoren weniger ausgeprägt als die marinen Prosobranchier ebenfalls einen Metamorphoseprozess durchmachen, da diverse larvale Organe ausgebildet werden und auch der Schlüpfzustand nicht der Adultform entspricht (vgl. auch Fioroni, 1967, 1968, 1970). Die vorliegenden Verhältnisse bei *Limnaea* und auch *Deroceras* (Weiss) bestätigen Fioroni's Formulierung. Im Zeitpunkt des Schlüpfens sind bis auf die Nuchalzellen alle transitorischen Organe vollständig abgebaut worden. Die Entwicklung der Mitteldarmdrüse (Leber) und des Geschlechtsapparates ist freilich noch nicht abgeschlossen. Zudem weist auch *Limnaea* im Schlüpfmoment die avertebratentypische positive Allometrie des Nervensystems auf (vgl. p. 749).

2. *Kaenogenese*

Kaenogenesen oder umwegige Entwicklungen (Nauck, 1931) führen trotz einem abgewandelten Ontogeneseablauf zu ähnlichen Adultstadien. Solche Geneseabwandlungen sind für die Mollusken besonders typisch. Das günstigste Beispiel stellen die Gastropoden dar. Leider sind bis heute vorwiegend die Verhältnisse bei den Prosobranchiern eingehend untersucht worden (vgl. z.B. Fioroni, 1966 ff.). Die Pulmonaten sind sicher gleichermassen interessant. Von den Basommatophoren zu den Stylommatophoren ist eine Reduktionstendenz des Velums festzustellen (vgl. p. 761). Die Kopfblase, speziell bei den Land-Stylommatophoren (die sich auch durch eine umfangreiche Fussblase auszeichnen) ist viel stärker entwickelt als diejenige der Basommatophoren. Bei den Basomma-

tophoren entsteht aus dem Urdarm ein Eiklarsack, der ausgenommen caudal, die ganze Gastralhöhle umschliesst und Eiklar verarbeitet. Bei den Stylommatophoren bildet nur der cephale Abschnitt des Urdarms seitlich und dorsal Eiklarzellen aus. Der auf diese Weise entstandene Eiklarsack beginnt sich dorsal nach cephal in die grosse Kopfblase vorzuwölben. Der Eiklarsack ist, wie BLOCH (1938) schon erwähnt hat, eine kaenogenetische Bildung. Er darf auf Grund der vorliegenden Untersuchungen aber auf keinen Fall als echtes Larvalorgan von transitorischem Charakter (BLOCH) bezeichnet werden. Der Eiklarsack ist ein partielles Larvalorgan (FIORONI, 1970a).

3. *Mehrphasige Morphogenese*

Eine mehrphasige Histogenese manifestiert sich in der Morphogenese der Mitteldarmdrüse von *Limnaea.* Die bei den beiden Magenöffnungen auswachsenden prospektiven Mitteldarmdrüsenepithelien bilden in einer ersten Phase Eiklarvakuolenzellen aus, die an der Verarbeitung von aufgenommenem Eiklar mitbeteiligt sind. In einer zweiten Phase differenzieren sich die Eiklarvakuolenzellen der Epithelien unter geweblicher Transformation zu SR-Zellen aus.

Die Eiklarzellen der beiden Eiklarsäcke durchlaufen sogar drei Phasen. In einer ersten Phase (bis zum 9. Embryonaltag) nehmen die Eiklarzellen unablässig Eiklar auf. Während der zweiten Phase (9. Embryonaltag bis Schlüpfmoment) teilen sich die Eiklarzellkerne der in der Nähe der auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien befindlichen Eiklarzellen amitotisch. An diese Kernteilung schliesst die Zellteilung an, wobei apikal sehr kleine transitorische Zellen entstehen. Die Eiklarzellen werden so verkleinert und anschliessend durch gewebliche Transformation (= dritte Phase) bis zum 8. Postembryonaltag zu Mitteldarmdrüsenzellen umgewandelt.

Die übrigen Eiklarzellen, welche von der Amitose nicht betroffen wurden, durchlaufen nur zwei Phasen. In der ersten nehmen sie wie die übrigen Eiklarzellen Eiklar auf. In der zweiten reduzieren sie sukzessive ihren Umfang und weisen am 8. Postembryonaltag ebenfalls die adulttypische Mitteldarmdrüsenstruktur auf. Der definitive entodermale Darm ist damit ein Mosaik auch phasig unterschiedlich verlaufender Morphogenesen.

4. *Gewebliche Transformation*

Schon WEISS (1968) konnte für die *Limaciden* und *Arioniden* zeigen, dass die Eiklarzellen geweblich transformiert werden. Die vorliegende Arbeit unterstreicht deutlich, dass auch der Eiklarsack von *Limnaea* einen Epithelialisierungsprozess durchläuft. GHOSE (1962*b*) gibt für *Achatina* einen Zerfall des Eiklarsacks an. Diese Aussage muss aber unbedingt erneut überprüft werden. Die Angaben

GHOSE's lassen in Bezug auf das Schicksal des Eiklarsacks aller Pulmonaten vorerst noch keine allgemeinen Schlussfolgerungen zu. Für die Gastropoden allgemein muss freilich hervorgehoben werden, dass die definitive Mitteldarmdrüse immer am Abbau des Eiklars beteiligt ist, und die Eiklarsäcke (bzw. Nährsäcke) topographisch immer der definitiven Mitteldarmdrüse entsprechen.

5. *Abbau*

Bei *Limnaea* werden während der Embryonalperiode diverse Larvalorgane (Eiklarsack, Velum, dorsaler Cilienwulst im Oesophag, Urniere, Nuchalzellen, Kopfblase) angelegt. Ein Larvalorgan bleibt nach Ablauf seiner Funktionsperiode entweder erhalten, indem es eine gewebliche Transformation — meistens zu kleinzelligem Epithel — durchmacht (Eiklarsack, Kopfblase) oder aber es wird vollständig abgebaut. Im letzten Fall kann das sich abbauende Larvalorgan durch definitives Epithel ersetzt werden (z.B. Velum, dorsaler Cilienwulst) oder die Atrophierung erfolgt autonom (Urniere, Nuchalzellen). In beiden Fällen erfahren die Zellen des Larvalsorgans eine Dedifferenzierung (= Nekrose). Damit ist erneut der Nachweis erbracht worden, dass die Dedifferenzierung als normaler morphogenetischer Prozess vorkommt (vgl. z.B. GLÜCKSMANN, 1965).

G. ZUSAMMENFASSUNG

1. Die vorliegende für eine Entwicklungsnormtemperatur von 25° C aufgestellte Normentafel ist in 10 Stadien (E2-E11) gegliedert. Sie umfasst die Organogenese von der späten Gastrula (E2) bis zum Schlüpfmoment und stellt eine Ergänzung zur Darstellung der Frühentwicklung von RAVEN (1946*a*, 1946*b*) dar. Das zeitliche Auftreten der Organe ist auf Tabelle I (p. 751) dargestellt.

2. Die bis anhin sehr umstrittene BLOCH'sche Ansicht der Mitteldarmdrüsengenese ist widerlegt worden. Der Eiklarsack wird entgegen BLOCH (1938) nicht von den zwei aus dem Magen auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien umwachsen und resorbiert. Die Eiklarzellen durchlaufen vielmehr eine gewebliche Transformation zu adulten Mitteldarmdrüsenepithel. Der Eiklarsack stellt somit entgegen BLOCH kein echtes, sondern nur ein partielles Larvalorgan dar.

3. Drei zusätzlich neue Beobachtungen sind hervorzuheben. Die Protonephridien von *Limnaea stagnalis* sind rein mesodermale Gebilde. Nur ein Drittel der Nuchalzellen tritt in der späten Embryonalperiode im Gebiet der Kopfblase aus. Das Muskelepithel des Magens entsteht nicht mesodermal; die kleinzellige Darmplatte bildet gleichzeitig das Zylinder- und das Muskelepithel des Magens aus.

4. Die Schlüpfstadien der Gastropoden sind nur äusserlich adultähnlich. Der ganze Ganglienkomplex weist eine avertebratentypische, starke positive Allometrie auf. Der Epithelialisierungsprozess des Eiklarsacks zur adulten Mitteldarmdrüse ist noch in vollem Gang und wird erst am achten Postembryonaltag abgeschlossen. Die Degeneration der Nuchalzellen erstreckt sich bis in die dritte Postembryonalwoche hinein. Der Geschlechtsapparat liegt im Schlüpfmoment erst in drei noch undifferenzierten Anlagen (Penis, Ovidukt, Zwitterdrüse) vor; *Limnaea* ist $1\frac{1}{2}$ Monate nach dem Schlüpfen geschlechtsreif.

Résumé

1. La présente planche standardisée est divisée en 10 phases (E2-E11). La température standardisée du développement fait 25° C. La planche standardisée contient l'organogenèse de la Gastrula (E2) jusqu'à l'éclosion et elle présente un supplément au développement précoce décrit par Raven (1946*a*, 1946*b*). L'apparition temporelle des organes est présentée sur le tableau I (p. 751).

2. L'opinion très discutée jusqu'ici de Bloch (1938) concernant la genèse de la glande hépatique a été démentie. Le sac nourricier, contraire à Bloch, n'est pas absorbé par les deux épithéliums de la glande hépatique qui sont formés de l'estomac. Les cellules d'accumulation changent plutôt par une transformation en glande hépatique adulte. Par conséquent le sac nourricier, contraire à Bloch, ne présente pas un véritable organe larvaire mais un organe larvaire partiel.

3. Il est nécessaire de mettre en évidence trois observations nouvelles. Les reins larvaires de *Limnaea stagnalis* sont des produits véritablement mésodermals. Seulement un tiers des cellules nucales sortent dans la seconde moitié de la période embryonnaire dans la région du vésicule céphalique. L'épithélium musclé de l'estomac n'est pas d'origine mésodermal; la région de l'intestin aplati avec ses petites cellules forme en même temps l'épithélium cylindrique et musclé de l'estomac.

4. Au moment de l'éclosion, les gastéropodes ne ressemblent que par l'habitus aux adultes. Tout le complexe nerveux présente la forte allométrie positive qui est typique pour les invertébrés. Le procès où le sac nourricier reçoit la structure adulte de la glande hépatique bat son plein et termine huit jours après l'éclosion. La dégénération des cellules nucales s'étend à la troisième semaine après l'éclosion. Au moment de l'éclosion n'existent que trois parties de l'appareil génital (pénis, oviducte, glande hermaphrodite). La puberté de *Limnaea stagnalis* se manifeste un mois et demi après l'éclosion.

Summary

1. This paper presents a standard-table which is divided in 10 phases. The standard temperature of the development is 25° C. The standard-table gives the organogenese from the late gastrula-state (E2) to hatching and represents a supplement to the early development described by Raven (1946*a*, 1946*b*). The temporal appearance of the organs is presented on the tab. I ((p. 751).

2. The very discussible opinion of Bloch (1938) concerning the genese of the digestive gland has been refuted. Against Bloch the nutritive sac isn't absorbed by the two epitheliums of the digestive gland which are formed by the stomach. The cells of the nutritive sac rather pass a textural transformation to the adult digestive gland. Against Bloch the nutritive sac presents no real larval organ but a partial larval organ.

3. There must be shown off three new observations. The larval nephridia of *Limnaea stagnalis* are pure mesodermal built. Only one third of the nuchal-cells treads out near the head vesicle in the second half of the embryonic period. The muscle-epithelium of the stomach has no mesodermal origin; the little-celled gut-plate formes in the same time the cylindrical and the muscle-epithelium of the stomach.

4. In the moment of hatching the gastropods are only adult-like on the face of it. All the complex of the nervous system shows the intense positive allometry which is typical for the invertebrates. The process which formes the nutritive sac to the adult structure of the digestive gland goes on and is finished eight days after hatching. The degeneracy of the nuchal-cells extends to the third week after hatching. In the moment of hatching exist only three parts of the sexual apparatus (penis, oviduct, hermaphrodite gland). The puberty of *Limnaea stagnalis* manifests one month and a half after hatching.

H. LITERATURVERZEICHNIS

Baldwin, E. 1935. *The energy sources in ontogenesis. VIII. The respiratory quotient of developing gastropod eggs.* J. exp. Biol. 12, 27-35.

Bloch, S. 1938. *Beitrag zu Kenntnis der Ontogenese von Süsswasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse.* Rev. suisse Zool. 45: 157-220.

Bluemink, J. G. 1967. *The subcellular structure of the blastula of Limnaea stagnalis L. (Mollusca) and the mobilisation of the nutrient reserve.* Diss. Utrecht („Bronder-Offset", Rotterdam).

Bobretzky, M. 1877. *Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden.* Arch. mikrosk. Anat. 13: 95-169.

Boettger. C. R. 1944. *Basommatophora. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee.* IX b_2, Leipzig.

BRETSCHNEIDER, L. H. 1948. *The mechanism of oviposition in Limnaea stagnalis L.* Proc. K. ed. Akad. Wet. 51: 616-626.

— and Chr. P. RAVEN, 1954. *Structural and topochemical changes in the egg cells of Limnaea stagnalis during oogenesis.* Arch. néerl. Zool. 10: 1-30.

BUETSCHLI, O. 1877. *Über Paludina vivipara.* Z. wiss. Zool. 29: 216-231.

CARRICK, R. 1938. *The life-history and development of Agriolimax agrestis L., the grey field slug.* Trans. Roy. Soc. Edinb. 59: 563-597.

EISIG, H. 1869. *Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von Limnaea stagnalis L.,* Z. wiss. Zool. 19: 297-321.

ELBERS, P. F. and J. G. BLUEMINK, 1960. *Pinocytosis in the developing egg of Limnaea stagnalis.* Ex. Cell. Res. 21: 619-621.

ERLANGER, R. von. 1891. *Zur Entwicklung von Paludina vivipara.* I. und II. Teil, Morph. Jb. 17: 337-379, 636-677.

FIORONI, P. 1965. *Zur embryonalen Entwicklung und zu Schlüpfzustand von zwei mediterranen Nassa-Arten.* Rev. suisse Zool. 72: 543-568.

— 1966. *Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda).* Rev. suisse Zool. 73: 621-876.

— 1966*a*. *Quelques aspects de l'embryogenèse des Prosobranches (Mollusca, Gastropoda).* Vie Milieu 18: 153-174.

— 1967. *Molluskenembryologie und allgemeine Entwicklungsgeschichte.* Verh. naturf. Ges. Basel 78: 283-307.

— 1970*a*. *Umwegige Entwicklung.* Naturw. Rdsch. 23 (8): 352-360.

— 1970*b*. *Die Entwicklungtypen der Mollusken, eine vergleichend-embryologische Studie.* Z. wiss. Zool. (im Druck).

— und A. PORTMANN, 1968. *Zur Morphogenese der Verdauungsorgane und der Larvalorgane von Fusus (Gastropoda, Prosobranchia).* Rev. suisse zool. 75: 833-882.

FOL, H. 1879/1880. *Etudes sur le développement des Mollusques. Troisième mémoire: Sur le développement des Gastéropodes pulmonés.* Arch. Zool. exp. gén. 8: 103-222.

FRASER, L. A. 1946. *The embryology of the reproductive tract of Limnaea stagnalis.* Trans. Am. microsc. Soc. 65: 279-298.

FRÖSCH, D. 1971. *Quantitative Untersuchungen am Zentralnervensystem des Schlüpfstadien von zehn mediterranen Cephalopodenarten.* Rev. suisse Zool. 78: 1069-1122.

GEGENBAUR, C. 1851. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden.* Z. wiss. Zool. 3: 371-415.

GEIGY, R. und A. PORTMANN. 1941. *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgänge.* Naturwissenschaften 29: 734-743.

GHOSE, K. Ch. 1962*a*. *The cleavage, gastrulation and germ layer formation in the giant land snail Achatina fulica.* Proc. Zool. Soc. Bengal Calcutta 15: 47-55.

— 1962*b*. *Origin and development of the digestive system of the giant land snail Achatina fulica Bowdich.* Proc. R. Soc. Edinb. B 68: 186-207.

— 1963*a*. *Embryogenesis and larval organs of the giant land snail Achatina fulica Bowdich.* Proc. R. Soc. Edinb. B 69: 237-260.

— 1963*b*. *Morphogenesis of the pericardium and heart, kidney and ureter, and gonad and gonoduct in the giant land snail Achatina fulica Bowdich.* Proc. Zool. Soc. Bengal, 16, 201-214.

GLÜCKSMANN, A. 1965. *Cell death in normal development.* Arch. Biol. 76: 413-432.

HENCHMANN, A. P. 1890. *The origin and development of the central nervous system of Limax maximus.* Bull, Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 20.

HOFFMANN, H. 1932. *Über die Radulabildung bei Limnaea stagnalis.* Jena Z. Naturw. 67: 535-550.

HOLMES, S. J. 1900. *The early development of Planorbis.* J. Morph. 16, 369-448.

HORSTMANN, H. J. 1958. *Sauerstoffverbrauch und Trockengewicht der Embryonen von Limnaea stagnalis L.* Z. Vergl. Physiol. 41: 390-404.

JOURDAIN, M. 1884. *Sur le développement du tube digestif des Limaciens.* C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 98: 1553-1558.

JURA, C. and J. C. GEORGE. 1958. *Observations on the jelly mass of the eggs of three molluscs, Succinea putris, Limnaea stagnalis and Planorbis corneus with special reference to metachromasia.* Proc. K. ned. Akad. Wet. 61 C: 590-594.

KARSCH, A. F. 1846. *Die Entwicklungsgeschichte des Limnaeus stagnalis, ovatus und palustris, nach eigenen Befunden dargestellt.* Arch. Naturgesch. 12: 236-276.

KLOTZ, J. 1889. *Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von Limnaea.* Jena Z. Naturw. 23: 1-40.

KOPSCH, F. 1949. *Beobachtungen und Erfahrungen beim Züchten des Limnaeus stagnalis.* Anat. Anz. 97: 145-151.

LANKESTER, E. R. 1874. *Observations on the development of the pond-snail Limnaea stagnalis and on the early stages of other mollusca.* Q. J. microsc. Sci. 14: 365-391.

LARAMBERRUE, M. de. 1957. *Quelques aspects de la métamorphose chez les Gastéropodes.* Act. Soc. Linn. Bordeaux. 97: 1—11.

LEREBOULLET, A. 1862. *Embryologie du limnée des étangs (Limnaea stagnalis Lam.).* Ann. Sci. nat. 4. Zool. 18: 87—211.

MAZZARELLI, G. 1892. *Bemerkungen über die Analniere der freilebenden Larven der Opisthobranchier.* Biol. Zbl. 18: 767-773.

MEISENHEIMER, J. 1896. *Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L.* I. *Furchung und Keimblätterbildung.* Z. wiss. Zool. 62: 415-468.

— 1898. *Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L.* II. *Die Larvenperiode.* Z. wiss. Zool. 63: 573-664.

— 1899. *Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten.* Z. wiss. Zool. 65: 709-724.

— 1901. *Die Entwicklung von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältnis zu den übrigen Mollusken.* Z. wiss. Zool. 69: 418-428.

MEISENHEIMER, J. 1912. *Die Weinbergschnecke.* Leipzig.

MINGANTI, A. 1950. *Acidi nucleici e fosfatasi nello sviluppo della Limnaea.* Riv. Biol. 42: 295-317.

NAUCK, E. T. 1931. *Über umwegige Entwicklung.* Morph. Jb. 66: 65-195.

NEKRASSOW, A. D. 1928. *Vergleichende Morphologie der Laiche von Süsswassergastropoden.* Z. Morph. Ökol. Tiere 13: 1-35.

NOURRY, M. 1899. *Observations embryologique de la Limnaea stagnalis.* C. r. Ass. fr. Avanc. Sci. Sess. Nantes, 27: 497-508.

RABL, C. 1875. *Die Ontogenie der Süsswasserpulmonaten.* Jena Z. Naturw. 9: 195-240.

RANJAH, A. R. 1942. *The embryology of the Indian apple-snail Pila globosa (Swainson), Mollusca, Gastropoda.* Rec. Indian Mus. 44: 217-322.

RAVEN, Chr. P. 1946*a*. *The development of the egg of Limnaea stagnalis from oviposition till first cleavage.* Arch. néerl. Zool. 7: 91-121.

— 1946*b*. *The development of the egg of Limnaea stagnalis from the first cleavage till the trochophore stage with special reference to its chemical embryology.* Arch. néerl. Zool. 7: 353-434.

— 1958. *Morphogenesis: The analysis of molluscan development.* London.

— 1961. *Oogenesis: The storage of developmental information.* London.

— and U. P. Van der WAL. 1964. *Analysis of the formation of the animal pole plasm in the eggs of Limnaea stagnalis.* J. Embryol. exp. Morph. 12 (1): 123-139.

RÉGONDAUD, J. 1961*a*. *Développement de la cavité pulmonaire et de la cavité palléale chez Limnaea stagnalis L. (Mollusque, Gastéropode).* C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 252: 179-181.

— 1961*b*. *Formation du système nerveux et torsion chez Limnaea stagnalis (Mollusque, Gastéropode).* C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 252: 1203-1205.

— 1964. *Origine embryonnaire de la cavité pulmonaire de Limnaea stagnalis L. considérations particulières sur la morphogenèse de la commissure viscérale.* Bull. biol. Fr. Belg. 98: 433-471.

ROSENBAUM, R. and B. DITZION. 1963. *Enzymic histochemistry of granular components in digestive gland cells of the Roman snail Helix pomatia.* Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, 124: 211-224.

SCHMIDT, F. 1895. *Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophoren.* Zool. Jb. (Anat.) 8: 318-341.

SUMNER, A. T. 1965. *The cytology and histochemistry of the digestive gland cells of Helix.* Q. J. Sci. 106: 173-192.

TIMMERMANS, L. P. M. 1969. *Studies on shell formation in molluscs.* Neth. J. Zool., 19; 417-523.

UBBELS, G. A. 1968. *A cytochemical study of oogenesis in the pond snail Limnaea stagnalis.* Diss. Utrecht („Bronder-Offset"), Rotterdam.

— J. J. BEZEM and Chr. P. RAVEN. 1969. *Analysis of follicle cell patterns in dextral and sinistral Limnaea peregra.* J. Embryol. exp. Morph. 21, 3: 445-466.

VAN BENEDEN, P. J. et A. WINDISCHMANN. 1841: *Recherches sur l'embryogénie des limaces.* Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 176-195.

VAN DER STEEN, W. J., H. VAN DER MOVEN und G. JAGER. 1969. *A method for breeding and studing freshwater snails under continuous water change, with some remarks on growth and reproduction in Limnaea stagnalis.* Neth. J. Zool. 19: 131-139.

VERDONK, N. H. 1965. *Morphogenesis of the head region in Limnaea stagnalis L.* Diss. Utrecht („Thoben Offset"), Nijmegen.

WEISS, M. 1968. *Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung des Mitteldarms bei Limaciden und Arioniden. (Gastropoda, Pulmonata).* Rev. suisse Zool. 75: 157-226.

WIERZEJSKI, A. 1905. *Embryologie von Physa frontalis L.* Z. wiss. Zool. 83: 502-706.

WINSOR, A. and J. WINSOR. 1932. *Polyvitelline eggs and double monsters in the pond snail Limnaea stagnalis L. columella say.* Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, 63: 400-404.

WOLFSON, W. 1880. *Die embryonale Entwicklung des Limnaeus stagnalis.* Bull. Acad. imp. Sci. St. Petersbourg 26: 79-97.

J. VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN IN DEN ABBILDUNGEN

Al	Atemloch	gMaÖ	grosse Magenöffnung
An	Anus	kMaÖ	kleine Magenöffnung
At	Atrium	gMe	grossflächiges Mitteldarmdrüsenepithel
Au	Auge	kMe	kleinflächiges Mitteldarmdrüsenepithel
BG	Buccalganglion	N	definitive Niere
CG	Cerebralganglion	NA	Nierenanlage
CK	Cerebralkommissur	NuZe	Nuchalzellen
DE	Dottereinschluss	Os	Osphradium
kz Dpl	kleinzellige Darmplatte	dO	dorsale Oeffnung
Ed	Enddarm	vO	ventrale Oeffnung
EKS	Eiklarsack	PaG	Parietalganglion
l EKS	linker Eiklarsack	Pe	Pericard
r EKS	rechter Eiklarsack	PG	Pedalganglion
EKS—Lu	Eiklarsacklumen	Pl	Zellplasma
EKS—LuR/L	Eiklarsacklumen rechtes/linkes	PlG	Pleuralganglion
EKT	Eiklartröpfchen	R	Radula
EKZ	Eiklarzelle	RP	Renopericardialer—Gang
EKZ—K	Eiklarzellkern	S	Schale
EKV	Eiklarvakuole	Sdr	Schalendrüse
EpOe	Epithel des Oesophags	SJ	Schaleninvagination
F	Fuss	Spdr	Speicheldrüse
pFR	prospektive Fussregion	Sr	Schalenretraktor
GLu	Gastrallumen	SR—Z	Sekretions—Resorptions—Zelle (SR—Zelle)
aG	apikale Granula	Stc	Statocyste
bG	basale Granula	Sto	Stomodäum
H	Herz	Te	Tentakel
Kr	Kropf	UN	Urniere
K—Z	Kalkzelle	UNR	Urnierenrest
Lh	Lungenhöhle	Ve	Velum
Ma	Magen	VG	Visceralganglion
MaEp	Magenepithel	VQ	ventrale Querrinne
Ma—H	Magenhöhle	Vt	Ventrikel
MaWa	Magenwand	VZ	Vakuolenzellen
Mes	Mesoderm	kV	kleine Vakuole
Mh	Mantelhöhle	ZMa	Zylinderepithel des Magens
Ml	Mundlappen		
MuMa	Muskelmagen		
MuMa—Z	Muskelmagenzellen		

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 79, fasc. 2, n° 23: 775-827. — Septembre 1972

Etude de la régénération de la fonction rénale après occlusion de l'uretère chez le rat

par

Marianne HUGUENIN

La Sarraz, Vaud

Avec 15 figures et 13 tableaux

TABLE DES MATIÈRES

1. INTRODUCTION

Voici comment Hinman définit l'hydronéphrose en 1934 (29): « L'occlusion complète de l'uretère produit des conditions uniques: alors que l'occlusion complète du canal excréteur des autres glandes entraîne une atrophie primaire et une nécrose de l'organe, on assiste rarement, dans le cas du rein, à une atrophie primaire, c'est-à-dire due à l'arrêt immédiat de la sécrétion, mais au contraire, il se développe une atrophie hydronéphrotique progressive qui présuppose la continuation de l'activité rénale malgré l'obstruction. » Il faut ajouter que l'hydronéphrose, par définition, exclut la présence de germes infectieux dans l'organe atteint et dans le produit de sa sécrétion.

On sait qu'un rein dont le conduit excréteur est obstrué poursuit son activité pendant un certain temps (11, 40, 44, 46, 50, 52, 58, 65, 67, 75, 76) et la pathologie humaine montre que le pouvoir de régénération de cet organe, après qu'on aura levé l'obstacle des voies urinaires, est relativement grand (79).

C'est le but de ce travail que de déterminer qualitativement et quantitativement le pouvoir de régénération maximum de la fonction rénale après une occlusion de l'uretère de longue durée (2 à 35 jours), chez le rat.

Le sujet de ce travail nous a été proposé par le Dr G. Thiel, que nous remercions très sincèrement pour les conseils, les suggestions et les encouragements prodigués pendant toute la préparation de cette étude et pour avoir mis à notre disposition son laboratoire (Pathophysiologie rénale, « Bürgerspital », Bâle).

Notre gratitude va également au Dr F. Brunner pour sa précieuse contribution à la rédaction de ce texte.

Les coupes et les examens histologiques ont été effectués à l'Institut de pathologie de l'Université de Bâle par le Dr J. Torhorst que nous remercions pour son aimable collaboration.

Nous remercions aussi MM. les professeurs H. Wirz et E. Flückiger pour l'intérêt qu'ils ont porté à notre travail.

La réalisation des expériences a été rendue possible grâce à la générosité de la J. R. Geigy S.A., Bâle.

2. ÉTAT ACTUEL DES CONNAISSANCES

TABLEAU 1

Tableau chronologique des travaux sur la régénération du rein après occlusion de l'uretère.

AUTEURS	DATES DE PARUTION	MÉTHODES	ESPÈCES
KAWASOYE	1919	Indigocarmin. Histologie.	Lapin
JOHNSON	1918	Phénolsulphonphtaléine. Examens urine. Histologie.	Lapin
HINMAN	1919, 1923, 1934	Phénolsulphonphtaléine. Dimensions reins. Histologie.	Chien, Chat Lapin, Rat
JOELSON	1929	Phénolsulphonphtaléine. Dimensions reins. Histologie. Urée sanguine.	Chien
KERR	1954, 1956	Clearance inuline et PAH. pH urinaire.	Chien
WIDEN	1957, 1958	Clearance inuline et PAH. Dimensions des reins. Angiographie.	Chien
GÖMÖRI	1960	Bleu Evans. Histologie.	Rat
GOVAN	1961	Clearance urée. Examens urinaires. Dimensions reins.	Chien
PRIDGEN	1961	Phénolsulphonphtaléine. Histologie. Mannitol.	Chien
SHIMAMURA	1966	Microdissection. Histologie	Rat
MURPHY	1966	Flux sanguin rénal. Pression O_2. Hématocrit. Poids des reins.	Chien
SCHIRMER	1968, 1969	Consommation O_2 et CO_2 par les tissus rénaux	Chien

Il est généralement reconnu que l'importance des troubles rénaux dus à une occlusion de l'uretère augmente avec la durée de celle-ci, et que la régénération est d'autant moins bonne que l'occlusion est plus longue.

Les espèces et les méthodes utilisées par les auteurs cités sont résumées dans le tableau 1.

Pour KAWASOYE (36, 37) la régénération de la fonction rénale, chez le lapin, 5 à 7 jours après la réouverture de l'uretère, était totale lorsque l'occlusion avait duré 2 jours, presque totale pour une occlusion de 4 jours, incomplète pour une occlusion de 7 jours, partielle pour une occlusion de 14 jours et nulle pour une occlusion de 21 jours.

JOHNSON (35) arriva à la conclusion suivante: après une occlusion de plus de 14 jours et ablation du rein contralatéral, chez le lapin, on n'observe pas de régénération totale du rein expérimental un mois après réouverture de l'uretère. La régénération complète était possible seulement pour une occlusion de moins

de 14 jours et elle laissait des séquelles: dilatation du bassinet, amincissement du parenchyme et compression des tubules, surtout dans les parties latérales, apparition de tissu conjonctif.

Hinman (27), qui travailla sur des chiens, des chats, des lapins et des rats, fut le premier à insister sur l'influence de la présence du rein contralatéral sur le développement de la régénération: celle-ci était inhibée par la présence dans l'organisme d'un rein sain qui avait subi une légère hypertrophie compensatrice pendant l'occlusion de l'autre uretère, et le rein expérimental s'atrophiait. Par contre, une néphrectomie contralatérale après la réouverture de l'uretère permettait une régénération bien meilleure du rein qui avait subi l'occlusion. Dans ces conditions, la survie de l'animal était possible même après une obstruction de l'uretère de 30 à 40 jours. On observait les anomalies anatomiques suivantes: atrophie irréversible des tubules des parois latérales du rein, hypertrophie d'une partie des tubules et des glomérules. La restauration de la fonction était proportionnelle au nombre de néphrons régénérés.

Joelson (34), chez le chien, obtint une très bonne régénération après occlusion de l'uretère pendant 11 à 19 jours et ablation du rein contralatéral 2 à 7 jours après la réouverture de l'uretère (période de régénération: 34 à 828 jours). Il nota une atrophie de certains tubules, puis de quelques glomérules. Après une période de régénération de 42 jours, les néphrons atteints avaient complètement disparu, tandis que les autres avaient régénéré. Il constata qu'après une période d'occlusion de même durée, sans ablation du rein contralatéral, la régénération était complète dans 5 cas et incomplète dans 4 cas.

A notre connaissance, seuls Kerr et Widen utilisèrent les méthodes de clearances de l'inuline et du PAH pour étudier la régénération de la fonction rénale après occlusion de l'uretère.

Kerr (38, 39) obtint, comme Hinman, une régénération meilleure et plus rapide après ablation de rein contralatéral chez le chien.

Une heure après la réouverture d'un uretère qui avait été ligaturé pendant 7 jours, les clearances de l'inuline et du PAH du rein expérimental étaient, respectivement, de 25 et 27% des valeurs pré-expérimentales. Après une période de régénération telle que la fonction des deux reins soit stabilisée (4 à 57 jours), ces valeurs étaient de 60-70% pour l'inuline et de 50-73% pour le PAH. Lorsque l'on avait procédé à l'ablation du rein sain quelques jours après la réouverture de l'uretère, cette amélioration de la fonction était beaucoup plus grande et plus rapide. Après une occlusion de 14 jours, il y avait encore une régénération importante, mais celle-ci devenait très faible si l'occlusion était prolongée à 3 ou 4 semaines. Le petit nombre d'animaux observés empêche toutefois de tirer des conclusions définitives.

Widen (76, 77) mesura chez des chiennes, après occlusion unilatérale et réouverture de l'uretère, les variations de dimensions de l'artère rénale, du rein,

et de la fonction rénale, mesurée par les clearances du PAH et de l'inuline. Il trouva que cette fonction s'améliorait après la réouverture de l'uretère, mais qu'elle restait inférieure à la valeur préopératoire même pour une occlusion de courte durée. Le calibre de l'artère et le rein reprenaient par contre des dimensions normales après une occlusion de moins de 10 jours. Après une occlusion de 40 jours et une période de régénération, la fonction rénale n'atteignait pas 1/10e de sa valeur initiale du côté expérimental.

Les animaux n'ont pas été néphrectomisés.

GÖMÖRI (18, 19) conclut de ses observations sur le rat qu'après une occlusion de 5 à 20 jours, suivie d'une période de régénération de même durée, la filtration glomérulaire reprenait une valeur normale. Par contre, si l'occlusion durait plus de 20 jours, le rein subissait des dommages irréversibles.

Par contre, GOVAN (20) trouva que, chez le chien, après une occlusion de l'uretère de plus de 4 jours, on n'observait, après la réouverutre, ni amélioration de la fonction rénale, ni restauration de l'aspect anatomique du rein, ni atrophie de cet organe.

PRIDGEN (53), après avoir opéré une occlusion de l'uretère chez des chiens, pendant 1 à 5 semaines, puis enlevé le rein sain 1 à 8 semaines après la réouverture de l'uretère occlus, constata que les lésions tubulaires étaient plus avancées que les lésions glomérulaires. Après une occlusion de 5 semaines, les animaux ne survivaient pas à l'ablation du rein sain. Les tubules contournés et les canaux collecteurs du rein expérimental étaient dilatés ou atrophiés, les glomérules parfois aussi. Une fibrose s'était développée. Lorsque l'occlusion avait duré 4 semaines, les animaux développaient une azotémie chronique après ablation du rein sain, et si l'occlusion avait duré 1 semaine, le rein expérimental ne présentait pas de changement permanent.

SHIMAMURA (68) constata qu'après une occlusion de l'uretère de 2 jours et réouverture de celui-ci, le rein reprenait son aspect normal, chez le rat.

SCHIRMER (60 à 64), qui a mesuré la consommation d'O_2 et de CO_2 par le rein chez le chien attribua à une ischémie, résultant de l'occlusion, l'atrophie du rein expérimental. La régénération, après réouverture était meilleure si l'on inhibait la fonction de l'autre rein.

MURPHY (46) étudia l'hémodynamique rénale après occlusion aiguë et chronique de l'uretère (pendant 1 à 35 jours) chez le chien et constata une vasodilatation et une amélioration du courant sanguin intrarénal après la régénération, mais il estima qu'une régénération complète et rapide de l'hémodynamique rénale n'était plus possible si l'occlusion avait duré plus de 4 jours.

Si nous essayons de faire une synthèse des travaux cités ci-dessus, nous pouvons dire que, pour tous les auteurs qui n'ont pas procédé à la néphrectomie contralatérale, la fonction rénale ne redevient jamais normale après la régénération si l'occlusion a duré plus de 4 jours (20, 46, 60, 67, 76, 77).

Govan estime qu'après 4 jours d'occlusion, chez le chien, il n'y a plus du tout de régénération, alors que pour Johnson c'est après 14 jours, et pour Kawasoye après 21 jours, chez le lapin, que les dommages sont irréversibles. Gömöri place cette limite après 20 jours d'occlusion chez le rat. L'importance de la néphrectomie contralatérale a été mise en évidence par Hinman (28) et confirmée entre autres par Kerr (39). Les auteurs qui ont procédé à une néphrectomie contralatérale quelques jours après la réouverture de l'uretère obtiennent donc une meilleure régénération, mais leurs résultats sont malgré tout très divers.

Dans ces conditions, Pridgen (53) estime qu'il faut une occlusion de plus d'une semaine pour que les dommages soient irréversibles chez le chien, et Hinman (28) estime qu'il faut plus de 2 semaines chez le rat.

La réouverture de l'uretère (avec néphrectomie contralatérale) est suivie d'une amélioration suffisante pour permettre la survie de l'animal si l'occlusion a duré jusqu'à 14 jours dans les expériences de Schirmer (64), 19 jours dans celles de Joelson (34), 28 jours dans celles de Kerr (tous chez le chien). Les divergences entre les résultats de ces auteurs ont plusieurs causes.

Les variations spécifiques jouent incontestablement un rôle. Les différences individuelles peuvent aussi avoir une certaine importance. Si une étude porte sur un très petit nombre d'animaux, ses résultats ne peuvent pas être considérés comme très sûrs.

Les auteurs ont également utilisé des méthodes très différentes pour mesurer la fonction rénale après la régénération et il semble, par exemple, que la régénération anatomique ne corresponde pas toujours à la régénération fonctionnelle. En effet, on n'obtient pas les mêmes résultats suivant que l'on considère la régénération anatomique, la clearance du PAH ou de l'inuline, la consommation d'oxygène par les tissus ou l'excrétion de phénolsulphonphtaléine.

Signalons enfin que le danger d'infection est accru lors d'une obstruction des voies urinaires et que cet élément peut aussi influencer le cours de la régénération (48, 69).

3. BUTS ET PLAN DU TRAVAIL

Nous avons choisi, pour notre étude, les conditions les plus favorables à la régénération, c'est-à-dire ablation du rein contralatéral le jour de la réouverture de l'uretère pour une occlusion de 2 jours, quelques jours plus tard pour une occlusion de 7, 14, 21 et 35 jours.

Nous avons vérifié la stérilité de l'urine à la réouverture de l'uretère et à la mort des animaux pour que le facteur infection ne trouble pas nos résultats, et nous avons utilisé un nombre de rats suffisamment grand pour que les variations individuelles n'influencent pas nos résultats.

Nous avons choisi des méthodes assez variées pour pouvoir nous faire une idée de tous les aspects du problème:

1) **Méthodes anatomiques:** poids des reins, histologie.

2) **Méthode semi-morphologique,** semi-physiologique: observation du rein après injection intraveineuse de vert Lissamine, *in vivo.*
Cette méthode nous permettra d'établir une relation entre la morphologie et la fonction du rein.

3) **Méthodes physiologiques:** taux sanguin d'urée, clearance de l'hippurate, volume et osmolalité de l'urine.

Ces méthodes ont l'avantage de pouvoir être utilisées sur les animaux vivants, éveillés ou anesthésiés, et de pouvoir être répétées plusieurs fois sur le même individu.

4. MÉTHODES

4.1. Méthodes opératoires

Nous avons utilisé environ 700 rats mâles SIV de Ivanovas, pesant 180 à 250 g lors de la première opération, et disposant à volonté d'eau et de nourriture standard Nafag 185 pendant tout le cours des expériences.

a. **Ligature de l'uretère.**

Les rats ont été anesthésiés avec du Nembutal (50 mg/kg en injection intrapéritonéale). Après laparotomie, l'uretère a été ligaturé par un fil de soie en trois endroits dans sa partie médiane (fig. 1). Dix à vingt minutes avant la ligature, ils ont reçu en une injection i.v. 1 mg/kg de gentamycine et 10 mg/kg de chloramphénicol, dilués dans 10 ml/kg de solution isotonique.

b. **Réouverture de l'uretère.**

L'opération a eu lieu sous narcose au Nembutal (50 mg/kg). Après avoir sectionné l'uretère de part et d'autre des ligatures, nous avons introduit dans l'uretère une canule de polyéthylène cônique, étirée sur la flamme (longueur 1,5 cm, diamètre des extrémités 0,3 et 1-2 mm), l'extrémité large dans la partie proximale, dilatée par suite de l'occlusion. A l'aide d'un fil de soie 6/0, nous avons fixé les deux parties de l'uretère à la canule pour éviter que ces éléments ne se déplacent (fig. 2).

Un examen de l'urine s'échappant du rein nous a permis d'éliminer les animaux présentant une infection (6%).

A la réouverture de l'uretère, les rats ont reçu une seconde dose d'antibiotiques, égale à la première.

L'occlusion a duré 2, 7, 14, 21 ou 35 jours.

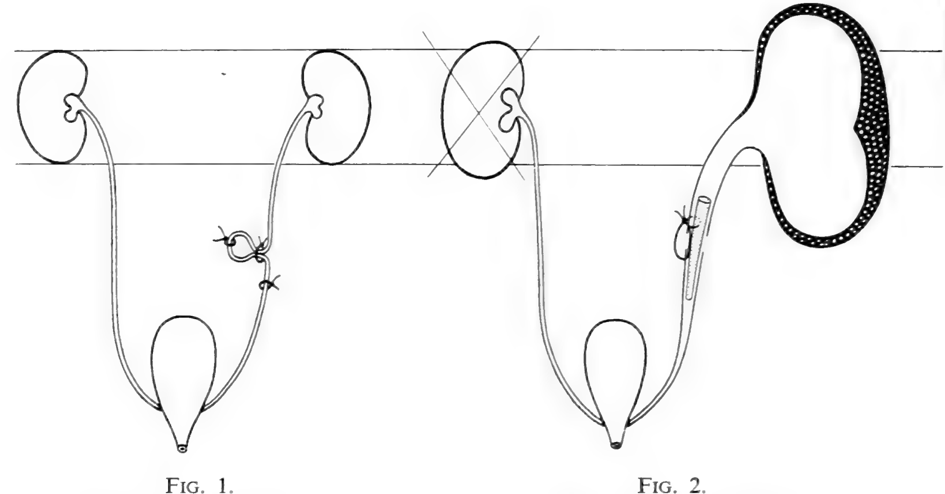


FIG. 1.
Occlusion de l'uretère.

FIG. 2.
Réouverture de l'uretère.

c. **Néphrectomie.**

Nous avons procédé à l'ablation du rein sain sous narcose au Nembutal (50 mg/kg).

A cette occasion nous avons vérifié le bon fonctionnement de l'uretère expérimental et éliminé les animaux qui présentaient indubitablement une nouvelle occlusion ou une infection. La néphrectomie a eu lieu, pour une occlusion de

		Abréviation
2 jours:	le jour de la réouverture	2N/...
7 jours:	*a)* le jour de la réouverture	7N/...
	b) 7 jours après la réouverture	7/7/...
14 jours:	*a)* le jour de la réouverture	14N/...
	b) 14 jours après la réouverture	14/14/...
21 jours:	*a)* le jour de la réouverture	21N/...
	b) 14 jours après la réouverture	21/14/...
35 jours:	*a)* le jour de la réouverture	35N/...
	b) 14 jours après la réouverture	35/14/...

Les nombres inscrits à la place des ... représenteront le nombre de jours entre la néphrectomie d'une part et l'observation ou les mesures de la clearance ou de l'urée d'autre part.

Remarque : les instruments ont été stérilisés après chaque opération.

4.2. Méthodes analytiques

a. **Poids des reins.**

La pesée du rein expérimental plein, ligaturé à la naissance de l'uretère lors du prélèvement de celui-là, puis vidé du contenu du bassinet, a été effectuée à la mort de chaque rat.

Les poids mesurés ont tous été rapportés à 100 g de poids corporel.

Chez les rats ayant subi une occlusion unilatérale, le rein sain ne peut pas être utilisé comme référence car il subit une hypertrophie. C'est pourquoi, pour les rats observés après une période de 2 à 35 jours d'occlusion unilatérale (sans régénération), nous avons pris pour mesure de référence le poids moyen du rein gauche mesuré chez 51 contrôles (poids du rein rapporté à 100 g de poids corporel). Pour les rats expérimentaux néphrectomisés, nous avons utilisé, comme mesure de référence, le poids moyen du rein gauche de 20 contrôles dont le rein droit avait été enlevé plus d'une semaine auparavant. Ce sont les « contrôles néphrectomisés unilatéralement » (contrôles N.U.).

b. **Histologie.**

A la mort de l'animal, les reins ont été prélevés et conservés au formol à 4%. Les coupes histologiques ont été observées après avoir été colorées à l'hématoxyline-éosine, à l'acide para-amino salicylique ou au bleu chromotropaniline.

c. **Observation de la surface du rein après injection de vert Lissamine.**

Les rats narcotisés au Nembutal (50 mg/kg) ont été fixés sur une table d'opération dotée d'un thermostat qui permet de maintenir la température corporelle constante. Après trachéotomie et laparotomie, le rein expérimental (gauche) a été exposé et maintenu à température constante par un bain d'huile chauffée à la température corporelle. Une canule intracarotidienne connectée à un manomètre électronique (Statham transducer) et à un enregistreur (Rika-Denki) nous a permis d'enregistrer continuellement la pression artérielle. Les animaux qui avaient, en début d'expérience, une pression inférieure à 80 mmHg n'ont pas été pris en considération. L'observation de la circulation sanguine et les mesures des temps de passage du vert Lissamine dans les tubules ont été effectuées selon la méthode de Steinhausen (70).

Après avoir injecté dans la veine fémorale 0,025 ml/100 g de vert Lissamine à 10%, nous avons mesuré les temps suivants:

O: apparition du colorant dans le système vasculaire.
A: coloration du premier tubule proximal.
B: décoloration de la totalité ou de la presque totalité des tubules proximaux.
C: coloration du premier tubule distal.
D: décoloration de la majorité des tubules distaux.

Les temps A, B, C, D ont été déterminés 1 à 4 fois chez le même animal.

Nous avons adopté les désignations suivantes:

T.P.: temps de passage. C-B: T.P. anse de Henlé.
B-A: T.P. proximal. D-C: T.P. distal.

Ces désignations ne correspondent pas exactement à la structure anatomique. mais seulement aux segments visibles en surface (fig. 3).

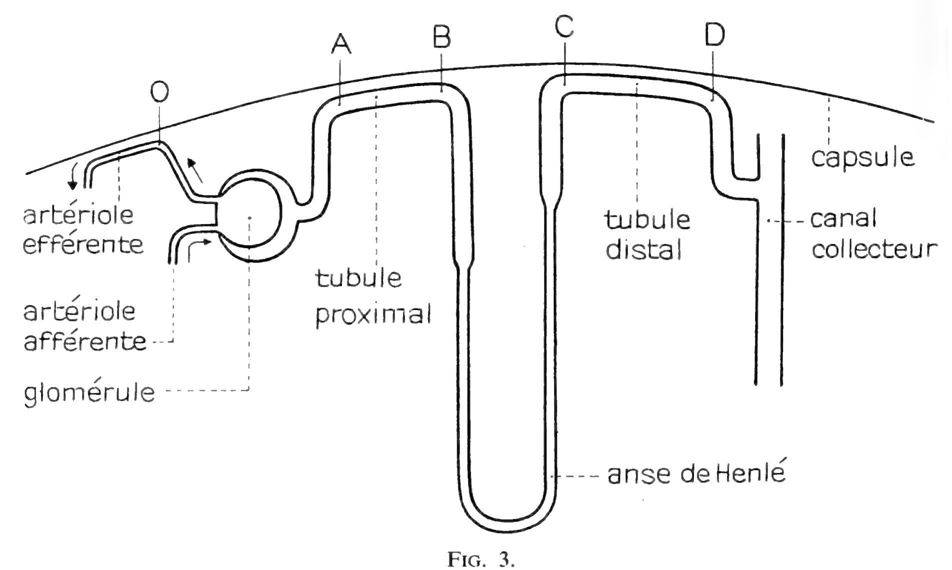


Fig. 3.
Mesure du temps de passage du vert Lissamine.

d. **Examens bactériologiques.**

Les échantillons d'urine prélevés dans l'uretère à la réouverture de celui-ci ou dans le bassinet à la mort de l'animal, ont été dilués 1:10 000 avec une solution isotonique stérile et incubés sur plaque au sang pendant 24 h à 37⁰ C. Une colonie sur la plaque correspond donc à 10 000 germes dans l'urine initiale. La nature des germes et leur résistance aux antibiotiques ont été déterminées dans les expériences préliminaires.

Tous les germes étaient sensibles au chloramphénicol ou à la gentamycine.

e. **Urée sanguine.**

Chez tous les animaux, nous avons prélevé régulièrement, sous narcose à l'éther, environ ½ ml de sang, dans le plexus rétro-orbital, pour y déterminer le taux d'urée.

Après avoir dilué le sang dans les proportions ⅓ avec de l'eau distillée, provoquant une hémolyse complète, nous avons mesuré la concentration de l'urée dans un auto-analyseur « Technikon », selon la méthode standard.

f. Clearance du PAH.

Nous avons pris, pour mesure du courant plasmatique intrarénal effectif, la valeur de la clearance de l'ortho-iodo-hippurate marqué à l'iode 125, déterminée selon la méthode décrite par BLAUFOX en 1967 (3).

Les rats, dont la température est maintenue constante à l'aide d'une lampe, ont reçu. sous narcose au Nembutal (50 mg/kg), une injection unique de 0,15 à 0,30 ml d'ortho-iodo-hippurate (env. 15 μ Ci) dans la veine fémorale.

Nous avons mesuré indirectement la courbe de disparition de l'activité dans le sang pendant une heure en plaçant sur la tête de l'animal le collimateur d'un détecteur double avec enregistreur à deux pistes. Nous pouvions effectuer ces mesures chez deux rats simultanément. Deux échantillons de plasma, prélevés à la 10^e^ et à la 60^e^ minute, nous ont permis de déterminer la radioactivité réelle du plasma. Ces mesures ont été faites dans un détecteur à puits. Les mesures de clearance ont été réalisées dans les laboratoires de Médecine nucléaire du « Bürgerspital », directeur, P. D. D^r^ Fridrich.

La courbe enregistrée, reportée sur papier semi-logarithmique, est analysée selon le principe bicompartimental de SAPIRSTEIN (59) (fig. 4).

La première partie de la courbe (env. 30 min.) est la résultante de deux composantes:

1. Disparition de la substance due à l'excrétion rénale.
2. Disparition de la substance due à son expansion dans l'espace extracellulaire.

La seconde partie de la courbe (une droite sur papier semi-logarithmique) représente l'excrétion rénale seule. En extrapolant cette droite vers la gauche (n° 1) et en la soustrayant de la première partie de la courbe, nous obtenons la composante n° 2, une droite également. Nous corrigeons ces deux droites en fonction des valeurs plasmatiques réelles (1' et 2'). Connaissant les pentes b_1 et b_2 des droites 1' et 2', leurs intersections A et B avec l'axe des Y, et l'activité de la dose initiale injectée (D), nous pouvons calculer la clearance selon la formule de SAPIRSTEIN (59):

$$\text{Clearance} = \frac{D \cdot b_1 \cdot b_2}{Ab_1 + Bb_1}$$

Nous avons mesuré la clearance chez les rats expérimentaux une semaine, trois semaines et cinq semaines après la néphrectomie. Toutefois certains rats ont dû être éliminés pour cause d'infection et d'autres sont morts pendant une narcose avant la cinquième semaine.

Discussion de la méthode des clearances

Nous avons préféré la méthode de BLAUFOX à la méthode traditionnelle pour les deux raisons suivantes:

1. Etant donné la forte dilatation du bassinet des reins qui ont subi une occlusion de l'uretère, il n'est pas possible de faire des déterminations précises de l'hippurate dans l'urine car l'espace mort est trop grand.
2. La méthode de BLAUFOX présente l'avantage de pouvoir être répétée plusieurs fois chez le même animal, si l'on s'assure que toute la substance active a été éliminée d'une mesure à l'autre. Ceci nous permet donc d'observer la régénération individuelle de la fonction rénale et de réduire le nombre d'animaux opérés.

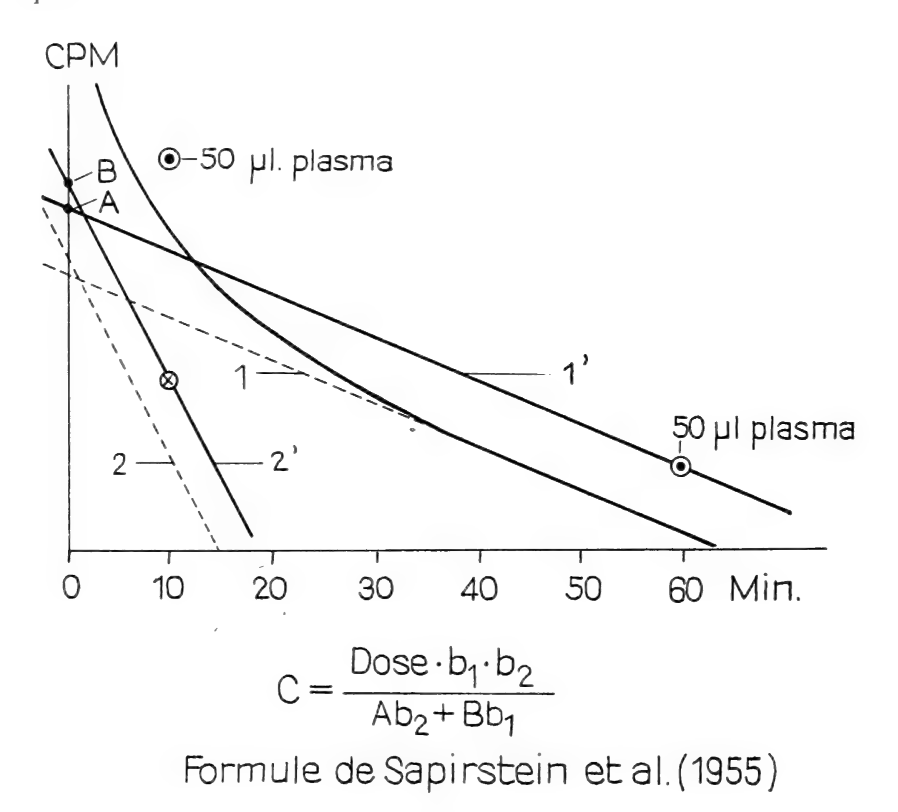


FIG. 4.
Calcul de la clearance de l'hippurate.

Les valeurs obtenues par cette méthode correspondent à la clearance effective de l'hippurate et sont légèrement inférieures au courant plasmatique rénal total. Cette différence sera d'autant plus grande que la fonction sera plus faible, comme le montrent les observations de FORGÁCS (15), WIDEN (77) et SUKI (74), qui notent une grande dissociation entre la clearance du PAH et le flux plasmatique rénal pour les reins hydronéphrotiques.

En effet, dans nos observations (p. 793), nous voyons qu'après injection de vert Lissamine les glomérules sont encore irrigués alors que les tubules ont cessé toute activité.

g. **Etudes métaboliques.**

Les cages métaboliques, où les rats avaient libre accès à l'eau et à la nourriture, nous ont permis de mesurer le volume d'urine excrété en 24 heures pendant 5 jours, précédés de 2 jours d'acclimatation. Dans les résultats, nous avons considéré les valeurs obtenues à la fin de cette période.

h. **Osmolalité de l'urine.**

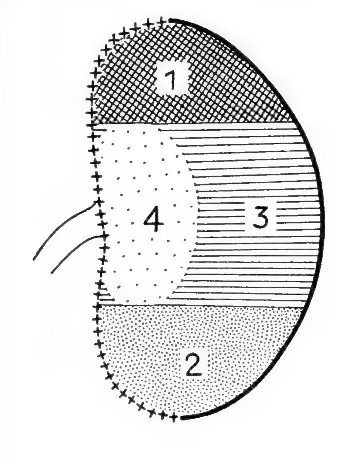
L'osmolalité des échantillons prélevés le matin, par miction, a été mesurée à l'aide d'un osmomètre « Knauer ».

i. **Calculs.**

Les moyennes calculées sont accompagnées de la déviation standard dans les tabelles et de la déviation ou de l'erreur standard sur les graphiques.

La différence entre deux moyennes est considérée comme significative (S) lorsque la valeur de p, calculée par le test de Student, est égale ou inférieure à 0,05, et comme non significative (NS) si cette valeur est supérieure à 0,05.

Pour désigner les différentes parties du rein, nous avons adopté la nomenclature indiquée à la figure 5.



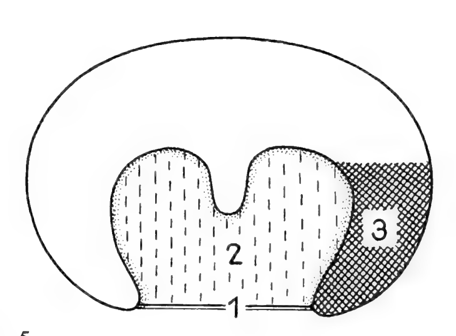


Fig. 5.

Nomenclature.

A

Rein vu en surface.
——— Bord externe.
+ + + + Bord interne.
3. Pôle antérieur.
4. Pôle postérieur.
5. Partie médiane.
6. Région du hile.

B

Rein vu en coupe transversale.
1. Hile.
2. Bassinet.
3. Paroi extérieure du bassinet, qui correspond généralement à la région du hile de la figure 5A.

5. RÉSULTATS

5.1. Poids des reins

a. *Effet de la néphrectomie unilatérale sur le poids des reins.* (Exprimé en g/100 g de poids corporel.)

Poids moyen chez 51 contrôles: 0,45±0,07
Poids moyen chez 20 contrôles néphrectomisés: 0,55±0,06
Différence en % du poids des contrôles: +22 S (p>0,001)

b. *Effet de l'occlusion unilatérale sur le poids des reins.* (Exprimé en g/100 g de poids corporel.)

Les résultats sont résumés dans le tableau suivant:

Tableau 2

Poids des reins après occlusion unilatérale de l'uretère.

Durée de l'occlusion:	2 jours	7 jours	14 jours	21 jours	35 jours
n	12	10	8	9	7
R. G. plein Diff. en %	0,63±0,10 +40 S	0,95±0,16 +111 S	1,60±0,36 +356 S	2,11±0,43 +370 S	3,07±0,20 +583 S
R. G. vide Diff. en %	0,51±0,08 +13 S	0,54±0,06 +20 S	0,49±0,09 +9 NS	0,35±0,04 −22 S	0,30±0,09 −33 S
R. D. Diff. en %	0,47±0,06 +4 NS	0,49±0,06 +9 NS	0,47±0,04 +4 NS	0,54±0,10 +20 S	0,53±0,07 +18 S

n: nombre de mesures.
R. G.: rein gauche, dont l'uretère est ligaturé.
R. D.: rein droit.
Diff. en %: différence de poids entre le rein considéré et le poids des reins des contrôles néphrectomisés unilatéralement, en pourcentage par rapport à ceux-ci.

Lorsque la durée de l'occlusion augmente,

1. le poids total du rein occlus augmente. Après 2 jours déjà, il est significativement supérieur à celui des contrôles;

2. le poids du rein occlus, vidé du contenu du bassinet, augmente plus, pendant les 2 premières semaines d'occlusion, que celui du rein contralatéral. Mais après 3 et 5 semaines, le rein expérimental subit une atrophie nette (−22 et −33% par rapport aux contrôles N.U.).

Il est important de noter que le poids d'un rein non fonctionnel (bassinet vidé de son contenu) peut être supérieur à celui d'un rein sain. Il s'agit probablement d'une accumulation de liquide stagnant dans les tubules (néphrohydrose), ou d'oedème interstitiel.

c. *Effet de la réouverture après occlusion de l'uretère pendant 2 à 35 jours et ablation du rein sain.*

Le tableau suivant nous indique les poids moyens avec la déviation standard, le nombre de mesures et la différence entre les moyennes des groupes (en g/100 g de poids corporel) et celles des contrôles néphrectomisés, en % par rapport à celles-ci.

Tableau 3

Poids des reins après occlusion et réouverture de l'uretère gauche et néphrectomie droite.

Durée de l'occlusion:	2 jours	7 jours	14 jours	21 jours	35 jours
n	21	7	11	7	5
R. E. plein Différence	0,92 ± 0,27 +67 S	1,07 ± 0,41 +94 S	1,27 ± 0,65 +131 S	1,54 ± 0,71 +180 S	1,91 ± 1,30 +247 S
R. E. vide Différence	0,67 ± 0,12 +22 S	0,57 ± 0,06 +4 NS	0,48 ± 0,10 −13 S	0,40 ± 0,09 −27 S	0,28 ± 0,12 −49 S

R. E.: rein expérimental.

En comparant ces résultats avec les précédents (p. 000, tableau 2), nous pouvons faire deux remarques:

1. Le poids du rein plein, après la régénération, reste très supérieur à celui des contrôles, mais il est toujours inférieur à celui des reins qui ont subi une occlusion de même durée. Cela signifie que la dilatation du bassinet due à l'occlusion ne se réduit que partiellement après la réouverture de l'uretère ligaturé.

2. Le poids du parenchyme ne présente pas une augmentation importante (pour une occlusion de plus de 2 jours) par rapport à celui des reins dont l'uretère n'a pas été réouvert.

Voici les différences entre ces deux valeurs, exprimées en % du poids du rein qui a subi une occlusion.

Durée de l'occlusion:	2 jours		7 jours		14 jours		21 jours		35 jours	
Différence	+32	S	+6	NS	−2	NS	+14	NS	−7	NS

Il est frappant de remarquer que, malgré une nette amélioration de la fonction (mesurée par le taux sanguin d'urée et la clearance de l'hippurate), le poids du parenchyme n'augmente pas pendant la période de régénération (fig. 6).

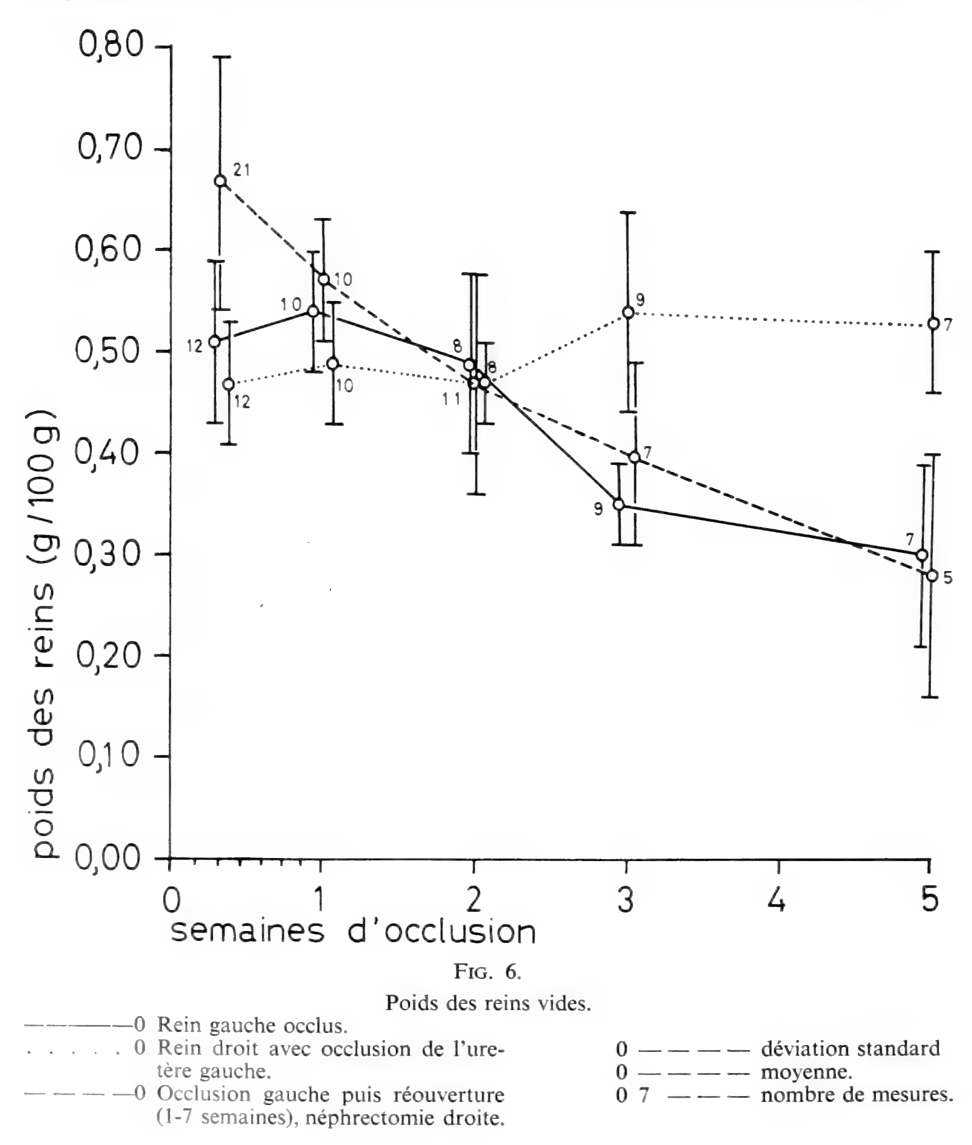


Fig. 6.

Poids des reins vides.

————0 Rein gauche occlus.
. . . . . 0 Rein droit avec occlusion de l'uretère gauche.
— — — —0 Occlusion gauche puis réouverture (1-7 semaines), néphrectomie droite.

0 — — — — déviation standard
0 — — — — moyenne.
0 7 — — — nombre de mesures.

5.2. Histologie

Occlusion de l'uretère gauche

La seule modification visible après **2 jours** d'occlusion est une dilatation des tubules collecteurs dans toutes les zones du rein, du cortex à la papille. Cette modification sera d'autant plus accentuée que l'occlusion sera plus longue. Le tissu interstitiel ne présente pas d'oedème. Le bassinet est légèrement dilaté.

Après **une semaine** d'occlusion, on remarque, en plus de la dilatation des canaux collecteurs, une dilatation des tubules distaux. Les cellules épithéliales sont légèrement aplaties.

Après **deux semaines** d'occlusion, la dilatation des canaux collecteurs persiste dans toutes les régions du rein. Les tubes proximaux sont fermés en surface et dilatés en profondeur. Il y a des infiltration focales de lymphocytes et de cellules plasmatiques entre les tubules qui ne sont pas détruits.

Trois semaines après le début de l'occlusion, le cortex et la médulla formant les parois extérieures du bassinet (qui est fortement dilaté) sont atrophiques. Il semble que sous l'effet de la pression sur les tissus, les tubules se sont fermés et forment une masse compacte, faisant apparaître les glomérules en surface. Dans la partie médiane du rein, les canaux collecteurs sont très dilatés; une partie des tubules proximaux sont dilatés, les autres atrophiés.

Après **cinq semaines** d'occlusion, quelques tubules proximaux sont encore ouverts dans la partie médiane du rein, tous les autres sont atrophiés et leur lumen est fermé. On trouve des polynucléaires et des globules rouges dans la lumière dilatée des canaux collecteurs. La papille est atrophiée et, dans cette région, les tissus interstitiels sont oedémateux et sont envahis par du tissu conjonctif fibreux.

Occlusion et réouverture de l'uretère

Occlusion pendant 2 jours, néphrectomie contralatérale le jour de la réouverture (2N/70).

Le rein est légèrement hydronéphrotique. Dans la partie centrale du rein, l'aspect histologique est normal.

Dans une petite région située au pôle du rein chez le n° 490 et entre la partie centrale et les pôles pour le n° 491, on voit des traces de pyélonéphrite interstitielle, des infiltrations de cellules plasmatiques et lymphocytaires, et une destruction partielle des tubules, mais il ne s'agit pas d'une infection fraîche.

On observe quelques tubules dilatés (surtout dans leur partie distale) aux pôles du rein. A part cela, l'aspect du rein est normal.

Occlusion pendant une semaine, néphrectomie contralatérale une semaine après la réouverture (7/7/35).

On remarque une très légère néphrohydrose: les tubules proximaux droits et les tubules collecteurs sont dilatés, surtout dans la région de la papille. Le tissu interstitiel est très légèrement oedémateux. Aux pôles, quelques signes de dégénérescence: tubules fermés, apparition de tissu conjonctif, infiltrations leucocytaires.

La partie centrale du rein serait facilement accessible à la microponction.

Occlusion pendant deux semaines, néphrectomie contralatérale deux semaines après la réouverture (14/14/35).

Dans la partie centrale, tous les tubules sont ouverts et légèrement dilatés.

Les parois du bassinet (fortement dilaté) sont amincies: les tubules, tous fermés, forment une masse compacte, et les glomérules se trouvent presque tous juste sous la capsule. A la pointe de la papille, qui est atrophiée, on voit quelques leucocytes neutrophyles.

Occlusion pendant trois semaines, néphrectomie trois semaines après la réouverture (21/21/28).

La partie médiane et la papille sont normales, à l'exception de quelques tubules proximaux et distaux dilatés, mais dont l'épithélium a une épaisseur normale.

La paroi extérieure du bassinet a le même aspect que dans le rein précédent: seuls les vaisseaux sanguins et les glomérules sont encore normaux et susceptibles de se colorer après injection de vert Lissamine; tous les tubules sont fermés.

Quelques infiltrations cellulaires sur les pôles.

Occlusion pendant cinq semaines, néphrectomie deux semaines après la réouverture (35/14/21).

Dans la partie centrale, tous les tubules sont dilatés, et près du bassinet, les cellules épithéliales des canaux collecteurs se sont multipliées et présentent une hypertrophie. Il y a infiltration de lymphocytes mais certainement pas d'infection actuelle.

Les bords du bassinet ont le même aspect que chez les deux reins précédents.

Aspect de la papille, quelques semaines après la réouverture

Macroscopiquement, nous remarquons une atrophie irréversible de la papille d'autant plus marquée que l'occlusion a duré plus longtemps. La papille mesure en effet,

si l'occlusion	a	duré	2	jours:	4,5 ± 0,6	mm	n =	14
»	»	» »	7	»	4,2 ± 0,9	»	»	11
»	»	» »	14	»	3,1 ± 0,7	»	»	13
»	»	» »	21	»	2,8 ± 0,6	»	»	11
»	»	» »	35	»	2,1 ± 0,7	»	»	5

n: nombre de mesures.

L'observation des coupes histologiques montre que les canaux collecteurs, dans cette région, sont très dilatés. La lumière des anses de Henlé est ouverte. Les épithéliums des néphrons ne présentent pas d'anomalie importante (alors qu'avant la réouverture, l'épithélium des canaux collecteurs avait presque disparu). Seuls les reins du groupe 35/14/... présentent encore un tissu interstitiel oedémateux et sclérosé.

5.3. Observations avec le vert Lissamine

a. *Contrôles*

Les observations faites chez les contrôles (rein gauche), nous ont donné les résultats suivants pour les temps de passages (T.P.) mesurés selon la méthode indiquée à la page 783.

T.P. proximal:	11 ± 5 secondes	en 37 mesures
T.P. anse de Henlé:	21 ± 8 »	» 38 »
T.P. distal:	43 ± 18 »	» 38 »

b. *Contrôles néphrectomisés unilatéralement*

Dans ce groupe, nous avons obtenu les valeurs suivantes:

T.P. proximal:	13 ± 4 secondes	en 43 mesures
T.P. anse de Henlé:	15 ± 5 »	» 43 »
T.P. distal:	35 ± 12 »	» 43 »

Dans ces deux groupes, le fonctionnement de tous les tubules est bien synchrone, et les temps de passage varient très peu d'un tubule à l'autre et d'une région du rein à l'autre. La phase vasculaire (entre le temps O et le temps A) est très uniforme à la surface du rein. Cette remarque n'est plus toujours valable pour les deux groupes de reins expérimentaux (occlusion unilatérale et occlusion puis régénération), ce qui rend difficile l'estimation des temps de passage. Souvent, la décoloration des tubules distaux est si mauvaise qu'elle gêne la mesure suivante, car une partie des tubules restent colorés.

La précision des mesures n'est pas suffisante pour qu'une analyse statistique aît un sens.

c. *Occlusion unilatérale de l'uretère*

Nous avons observé le fonctionnement des tubules avant la régénération, c'est-à-dire sur des reins dont l'uretère avait été ligaturé et non réouvert.

Occlusion pendant deux jours (16 rats).

La vascularisation est irrégulière sur toute la surface du rein qui présente des marbrures rouges et blanches. Ces taches ont une surface environ égale à celle occupée par un néphron et sont encore plus évidentes après injection de vert Lissamine.

L'aspect des tubules est aussi très irrégulier: les uns sont fermés, les autres sont normaux ou dilatés. Les proportions entre ces trois catégories varient d'un rat à l'autre, et leur répartition à la surface d'un même rein est très variable aussi. On a souvent plus de tubules dilatés dans la région du hile et plus de tubules normaux sur le bord extérieur du rein, mais ce n'est pas une règle générale.

Le pourcent de tubules qui se colorent après injection de vert Lissamine varie d'un rat à l'autre entre 1 et 60 et il est souvent plus élevé, chez le même rat, à la troisième injection de vert Lissamine qu'à la première. Le temps entre la coloration vasculaire et celle du premier tubule proximal est prolongé à 7-15 secondes chez la plupart des animaux, et peut même atteindre 20 secondes.

Occlusion pendant 7 jours (13 rats).

La vitesse à laquelle circule le colorant dans le tubule proximal varie beaucoup d'un tubule à l'autre. Le colorant disparaît de la surface du rein après une à cinq minutes sans qu'il soit possible de distinguer une phase distale, car la coloration proximale n'est pas terminée dans tous les tubules lorsque le vert Lissamine atteint les tubules distaux.

Une partie des tubules qui se colorent ont un diamètre et un aspect normaux, d'autres sont dilatés et le colorant y circule très lentement. Mais les tubules apparemment normaux ou dilatés ne se colorent pas tous. La répartition des tubules actifs à la surface du rein est très irrégulière.

La surface du rein présente des marbrures très marquées dans la région du hile, mais le bord extérieur est en général uniformément coloré. Les vaisseaux sanguins superficiels sont légèrement dilatés.

La moitié, environ, des tubules sont fermés et une partie des autres (env. 1/10) sont dilatés. Ceux-ci se trouvent le plus souvent groupés dans la région du hile, région où les marbrures, pendant la phase vasculaire, sont très prononcées, et où le pour-cent des tubules colorés ne dépasse guère 1 à 2. Sur le reste du rein, 20 à 40% des tubules se colorent entre la 10^{e} et la 60^{e} seconde après l'apparition du colorant à la surface du rein, et la décoloration complète n'a lieu qu'après

plusieurs minutes. C'est sur le bord externe du rein que le pour-cent de tubules colorés est le plus élevé.

Occlusion pendant 14 jours (8 rats).

Les reins de ce groupe présentent 2 régions nettement distinctes:

1. région du hile (p. 787, fig. 5);
2. le reste du rein.

1. Les marbrures sont très accusées dans cette région, et une partie des capillaires sanguins ne se colorent pas avec le vert Lissamine. Les glomérules sont visibles, parfois même sans colorant. La structure tubulaire a disparu pour faire place à un tissu fibreux, très irrégulièrement vascularisé. Cette paroi est très mince et transparente.

2. Les marbrures qui étaient bien marquées près du hile s'estompent pour disparaître complètement sur le bord externe où la phase vasculaire est uniforme.

Cinq secondes environ après l'apparition du colorant dans le système vasculaire, 1 à 50% des tubules se colorent et le flux intratubulaire est visible pendant une minute, après quoi la coloration disparaît très lentement. Ce sont surtout les tubules situés sur le bord externe qui se colorent. Les tubules qui ne se colorent pas sont encore bien visibles, mais fermés.

Occlusion pendant 21 jours (10 rats).

Le rein présente une image semblable à celle du groupe précédent, mais la zone atrophiée s'étend et la zone encore active se réduit, et se localise au centre du bord externe. 5 à 30% des tubules se colorent encore dans cette région, la circulation du liquide est visible pendant une minute, puis la coloration disparaît lentement. Le diamètre des tubules est très variable. Entre cette zone et la région atrophiée, on peut distinguer des tubules qui sont fermés et ne se colorent pas.

Les glomérules sont visibles avec le vert Lissamine dans ces 2 dernières régions, alors qu'ils sont visibles même sans colorant dans la région du hile.

Occlusion pendant 35 jours

La partie active est réduite, en surface, à une vingtaine de tubules au maximum (il y en a d'autres sur la face dorsale de l'organe, mais ils ne sont pas visibles dans nos observations) tous situés au centre du bord externe du rein. Si l'on observe la surface du rein en se rapprochant du hile, on verra tout d'abord des vestiges de tubules, présentant une image tout à fait désorganisée dans la région du hile. Là, l'injection de vert Lissamine fera apparaître les artérioles afférentes, puis les glomérules; la phase vasculaire n'est régulière qu'au centre du bord externe.

d. *Occlusion et réouverture de l'uretère gauche, ablation du rein droit*
(Régénération pendant 5 à 10 semaines)

Dans un groupe d'expériences préliminaires, nous avons observé des reins dont l'uretère avait été réouvert après une occlusion de 2 et 7 jours, sans ablation du rein sain. L'observation a eu lieu 1, 2, 3 et 4 semaines après la réouverture de l'uretère, pour voir s'il y avait une augmentation du nombre de tubules colorés par le vert Lissamine lorsqu'on prolonge la période de régénération. Ces expériences nous montrent que tel n'est pas le cas.

Il faut d'autre part signaler que le risque d'infection et la dilatation du bassinet augmentent avec la durée de la période de régénération et nous n'avons donc pas intérêt à trop prolonger celle-ci. Nous verrons (p. 000, fig. 11 et p. 000, fig. 12) aussi que les clearances de l'hippurate et le taux sanguin d'urée nous indiquent une stabilisation de la fonction rénale une semaine après l'ablation du rein sain, nous pouvons admettre que la durée de la période de régénération à partir de la néphrectomie, pour autant qu'elle soit supérieure à une semaine, n'a pas d'influence sur la fonction de nos reins. C'est pourquoi nous n'en tiendrons pas compte dans l'exposé qui suit. Seule la durée de l'occlusion a un effet déterminant.

Les valeurs moyennes sont indiquées dans le tableau 4 et le graphique (fig. 10) donne une idée des valeurs individuelles. L'aspect du rein est représenté schématiquement à la figure 8.

Occlusion pendant 2 jours (14 rats).

Le rein droit a été enlevé le jour de la réouverture de l'uretère gauche.

A part 4 cas où l'on a une légère hydronéphrose (due probablement à un mauvais fonctionnement de la réouverture), les reins présentent un aspect normal. On remarque tout au plus une légère dilatation des vaisseaux de la capsule et des tubules.

Tous les tubules se colorent après injection de vert Lissamine. La phase vasculaire est normale, mais dans certains tubules, les temps de passage sont plus longs que chez les contrôles néphrectomisés unilatéralement.

Dans 2 cas, on remarque une légère marbrure du rein, surtout dans la région du hile, région où le temps de passage est prolongé et où l'on peut observer des vaisseaux sanguins vides.

Occlusion pendant une semaine (5 rats).

Néphrectomie droite une semaine après la réouverture de l'uretère gauche.

Si l'occlusion a duré une semaine ou plus, on peut distinguer 3 régions à la surface du rein, après la période de régénération (fig. 7).

1. Zone non fonctionnelle.

La vascularisation est irrégulière dans quelques cas, et cette région est parfois marbrée. Les vaisseaux de surface sont dilatés. Ils se colorent avec le vert Lissamine, de même que les glomérules, qui sont aussi visibles sans coloration. Le parenchyme est si mince, par endroits, qu'il est transparent. Sa structure habituelle n'est pas reconnaissable et la surface du rein a un aspect fibreux.

L'aspect de cette zone est, à peu de chose près, le même qu'après une occlusion de l'uretère sans réouverture.

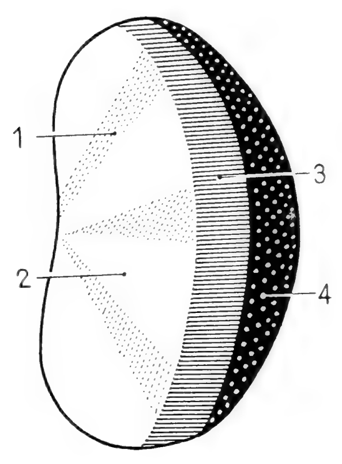


FIG. 7.
Aspect extérieur d'un rein du groupe 14/14/...
après injection de vert Lissamine.

1. Réseau vasculaire dense.
2. Tissu mal vascularisé, transparent.

} Zone non fonctionnelle.

3. Zone intermédiaire.
4. Zone active.

2. Zone intermédiaire

La plupart des tubules sont visibles, fermés, normaux ou dilatés. La moitié d'entre eux environ se colorent avec le vert Lissamine, et les temps de passages sont de plusieurs minutes. La vascularisation est normale.

3. Zone fonctionnelle

La vascularisation est normale ou légèrement hypertrophiée dans cette région. Les tubules sont tous ouverts, légèrement dilatés, et se colorent avec le vert Lissamine.

Les temps de passage sont résumés au tableau 4 et représentés sur le graphique (fig. 9).

Occlusion pendant deux semaines.

Néphrectomie droite deux semaines après la réouverture de l'uretère gauche.

Dans les grandes lignes, l'aspect du rein est le même que dans les groupes précédents, à ces quelques différences près:

— Les vaisseaux superficiels sont plus souvent dilatés.

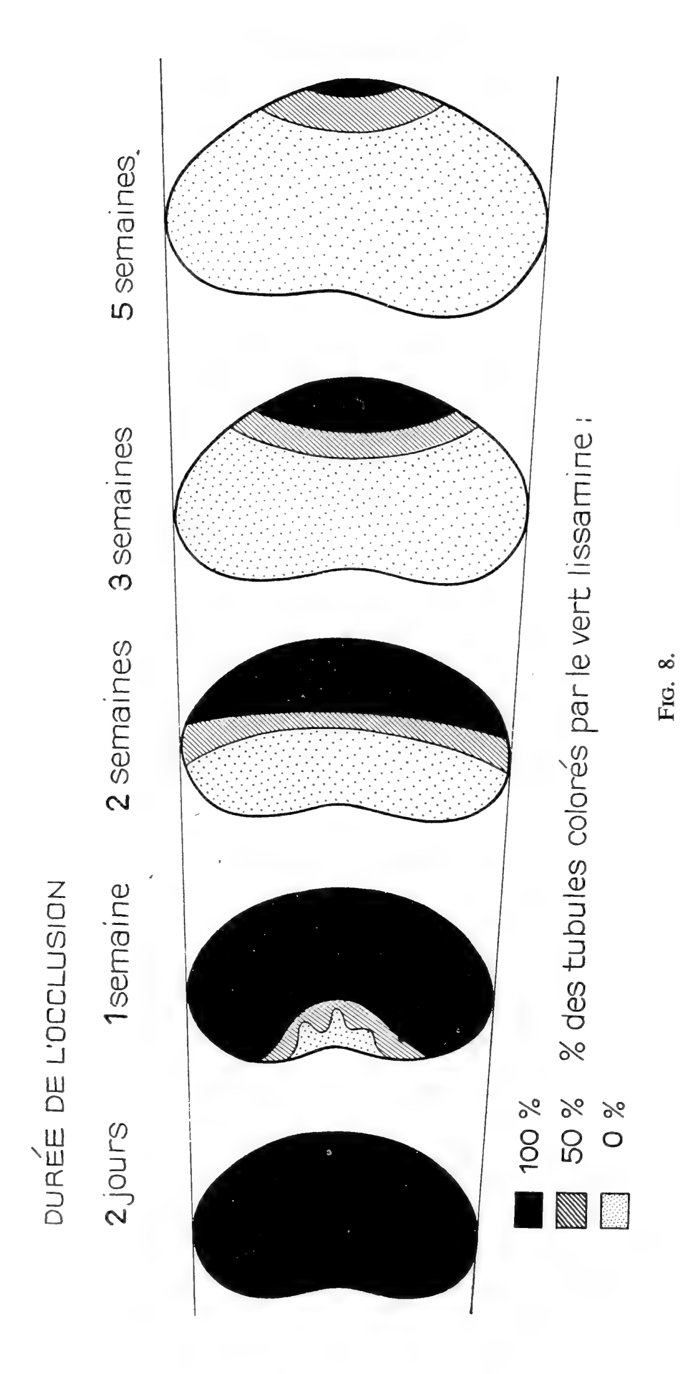


Fig. 8.

Aspect du rein après injection de vert Lissamine, lorsque la régénération est maximale.

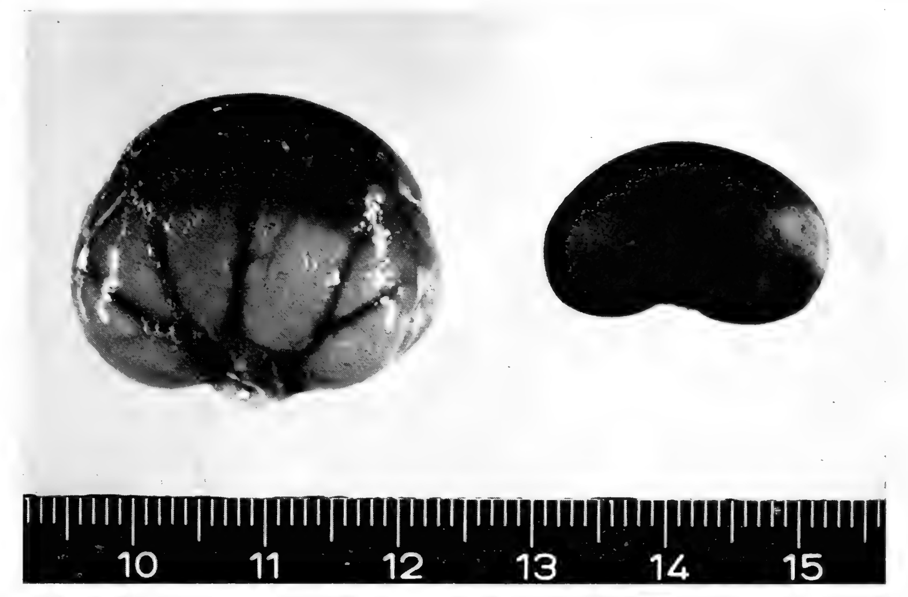


FIG. 9.
Gauche: rein ligaturé pendant 5 semaines, après 8 semaines de régénération. (35/14/42)
Droite: rein d'un contrôle du même poids corporel.

TABLEAU 4

Temps de passage du vert Lissamine chez les contrôles et dans les tubules de la partie active des reins après occlusion de l'uretère et régénération maximale. Les moyennes sont accompagnées de la déviation standard et du nombre de mesures.

Groupe	T.P. prox.	T.P. anse Henle	T.P. dist.
Contrôles	11 ± 6 38	21 ± 8 38	43 ± 9 38
Contrôles N.U.	13 ± 4 43	15 ± 5 43	35 ± 12 34
2N/...	18 ± 7 38	26 ± 10 33	69 ± 22 23
7/7...	14 ± 3 11	19 ± 3 15	53 ± 12 15
14/14/...	24 ± 13 9	21 ± 14 7	98 ± 81 6
21/14/...	17 ± 5 13	24 ± 11 17	51 ± 27 14
35/14/...	15 ± 3 5	29 ± 4 5	48 ± 19 4

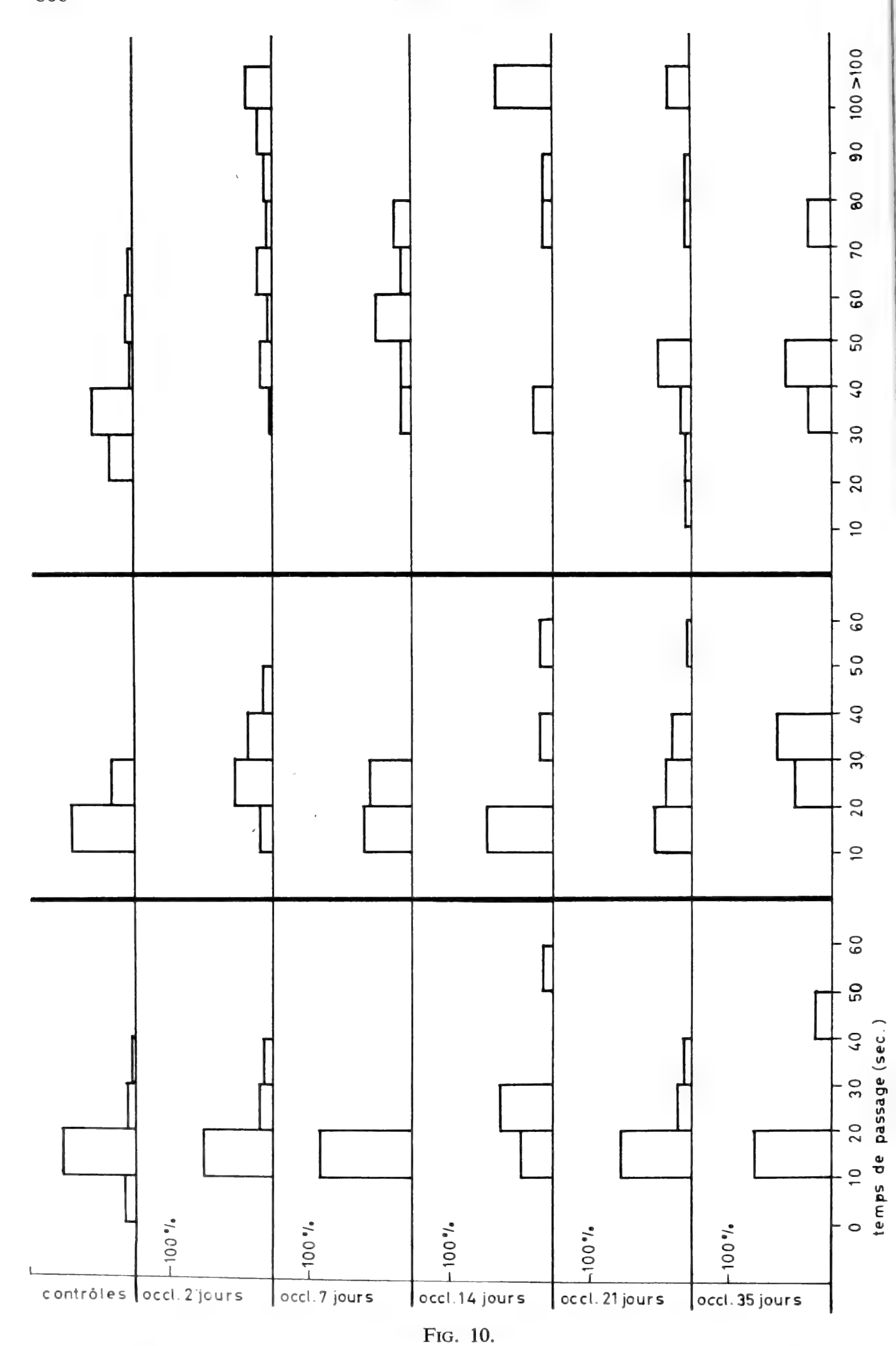


FIG. 10.
Temps de passage du vert Lissamine (en % du nombre de mesures).

— La zone atrophiée s'est étendue et représente environ la moitié de la surface visible. Dans cette région, la vascularisation superficielle forme un réseau très dense et très ramifié, disposé selon le schéma de la figure 7 et les zones très vascularisées sont séparées par des zones ischémiques. Les glomérules sont saillants et se colorent avec le vert Lissamine. Il arrive que la capsule de Bowman soit dilatée.

— La zone intermédiaire présente des marbrures roses et blanches. La structure tubulaire n'est plus que partiellement reconnaissable. Seuls quelques tubules sont dilatés, mais ils ne se colorent pas tous avec le vert Lissamine.
Les temps de passage (surtout distal) sont prolongés, et peuvent durer jusqu'à plusieurs minutes. Peut-être y a-t-il une légère coloration des cellules tubulaires qui fait paraître le temps de passage plus long qu'il n'est en réalité.

— La zone active est réduite. La vascularisation est normale ou légèrement supérieure à la normale (les vaisseaux entre les tubules sont très bien visibles).

Quelques glomérules apparaissent après injection de vert Lissamine, les tubules sont tous ouverts et se colorent tous, les temps de passage sont souvent supérieurs à ceux des contrôles néphrectomisés (graphique fig. 10). Un léger épaississement de la capsule rend l'observation difficile.

Occlusion pendant 3 et 5 semaines (7 et 2 rats).

On note, par rapport au groupe précédent, une réduction de la zone active au profit de la région atrophiée d'autant plus marquée que l'occlusion est plus longue. Les remarques faites au sujet du groupe précédent restent valables ici. Signalons toutefois que, dans la partie active, seul 50 à 80% des tubules sont colorés par le vert Lissamine si l'occlusion a duré 5 semaines.

La photographie de la figure 9 représente un rein de ce groupe.

Résumé

Lorsque l'uretère d'un rein a été réouvert aprés une occlusion de deux jours, tous les tubules de ce rein se remettent en action. La vitesse du flux intratubulaire est souvent égale ou, dans une partie des tubules, inférieure à celle des contrôles néphrectomisés unilatéralement.

Si l'uretère a été réouvert après une semaine ou plus, les tissus qui forment la paroi du bassinet s'atrophient et cette atrophie est irréversible.

Le reste du rein se remet à fonctionner, la vascularisation est normale ou augmentée, le filtrat glomérulaire circule dans 80-100% des tubules qui sont légèrement dilatés, à la même vitesse ou, dans quelques tubules, plus lentement que chez les contrôles néphrectomisés.

La zone atrophiée et la zone active sont séparées par une étroite zone intermédiaire, partiellement atrophiée. Si l'on compare les groupes ayant subi des occlusions de l'uretère de durée croissante (d'une semaine et plus), on remarque que le rapport entre la surface active et la surface atrophiée diminue, mais qu'il n'y a pas de variation, dans un sens déterminé, de la vitesse du courant intratubulaire en passant d'un groupe à l'autre.

Nous pouvons donc dire que, après la régénération, le nombre de tubules fonctionnels est d'autant plus petit que l'occlusion a duré plus longtemps, mais la vitesse du courant intratubulaire ne dépend pas de la durée de l'occlusion.

Remarque

La mesure des temps de passage dans les tubules des reins expérimentaux est rendue difficile par le fait que le fonctionnement n'est pas uniforme à la surface du rein et que la décoloration de certains tubules est très lente. Les temps de passage sont variables d'un tubule à l'autre et les mesures faites sur un groupe de tubules ne donnent qu'une idée très approximative du fonctionnement individuel des tubules. Pour avoir une idée plus exacte de la vitesse du courant intratubulaire, il faudrait mesurer celui-ci pour chaque tubule, sur un grand nombre de tubules, par micro-injection de vert Lissamine.

Il faut aussi tenir compte du fait que nos observations ne concernent que les tubules visibles à la surface du rein et que nous ne savons rien des néphrons situés en profondeur.

Pour ce qui concerne les temps de passage proximaux, nous pouvons dire qu'ils sont normaux, en général, occasionnellement prolongés, mais pour l'interprétation des temps de passage dans l'anse de Henlé et dans le tubule distal, nous devons observer la plus grande prudence. En effet, nous voyons que même chez les contrôles, ces valeurs sont très variables.

5.4. Bactériologie et nécrologie

a. *Occlusion unilatérale seule*

Il se trouve que, dans ce groupe, nous n'avons jamais eu d'infection urinaire après 2 à 35 jours d'occlusion.

b. *Occlusion et réouverture de l'uretère gauche, néphrectomie droite*

Les résultats sont présentés dans le tableau 6.

Notre but est d'indiquer, dans la mesure du possible, de quoi sont morts les rats qui n'ont pas atteint le terme de l'expérience.

Nous avons divisé les rats en 5 groupes, selon la cause secondaire de leur mort, car la cause primaire n'a souvent pas pu être déterminée.

1. Rats morts pendant une narcose

Certains rats de ce groupe présentaient une détérioration de la fonction rénale, attestée par une brusque augmentation de l'urée sanguine lors de la narcose et il est possible qu'ils n'aient pas supporté celle-ci du fait de leur état général déficient. Il n'est toutefois pas possible de déterminer l'influence de l'urémie sur la narcose.

2. Rats tués pour cause d'infection

Les rats qui présentaient une infection à la réouverture de l'uretère ou à la néphrectomie ont été tués.

3. Rats dont l'uretère n'a pas été bien réouvert

Ils sont décelés à la néphrectomie ou, après celle-ci, du fait qu'ils sont anuriques.

4. Rats dont la cause de la mort n'a pas pu être déterminée

Il s'agit de rats qui ont été trouvés morts le matin et chez lesquels ni l'examen bactériologique, ni la mesure de l'urée, ni les études métaboliques n'ont pu être pratiqués.

5. Rats tués pour observation

La plupart des rats de ce groupe étaient en bonne santé. Quelques-uns étaient urémiques et chez quelques autres, nous avons décelé une infection urinaire.

Résultats des examens bactériologiques

Du fait des difficultés que présente le diagnostic de la mort des animaux, nous présentons séparément les résultats des examens bactériologiques car nous ne pouvons pas considérer une infection comme cause de la mort de l'animal, celle-là étant souvent la conséquence d'un mauvais fonctionnement de la réouverture de l'uretère.

Les résultats sont présentés dans le tableau 5.

Cause de la mort des rats expérimentaux

Tous les rats dont l'uretère a été ligaturé ont été reportés sur cette liste, même s'ils sont morts avant ou pendant la néphrectomie.

Les rats morts moins de quatre jours après la néphrectomie sont morts pour des raisons techniques (narcose, mauvaise réouverture de l'uretère d'où anurie,

TABLEAU 5

Résultats des examens bactériologiques.

Durée de l'occlusion	2 jours		7 jours		14 jours		21 jours		35 jours	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
Bact. +	1	1	4	7	0	6	1	5	2	4
Bact. −	32	15	17	4	24	11	26	16	31	9
Total	33	16	21	11	24	17	27	21	33	13
% infect. à la mort	6%		64%		35%		24%		31%	

a: examen à la réouverture de l'uretère.
b: examen à la mort de l'animal.
Pourcentages des urines infectées à la réouverture de l'uretère pour tous les groupes: 8 rats sur 138 (6%).

TABLEAU 6

Causes de la mort des rats.

Désignation du groupe	Nombre de rats	Narcose	Tué infect.	Mal réouv.	?	Tués et observés
2N/ 4	17	1	1	12	3	
2N/ 4	22	4	0		6	12
7/7/ 4	12	6	6	0		
7/7/ 4	11	1	1		2	7
14/14/ 4	18	8	2	7	1	
14/14/ 4	19	6	0		6	7
21/14/ 4	16	5	4	7		
21/14/ 4	18	5	0	3	3	7
35/14/ 4	15	6	0	8	1	
35/14/ 4	20	7	0	1	9*	3
Total par groupe:	168	49	14	38	31	36
idem en %:	100	29	8	23	19	21
Rats qui ont vécu plus de 4 jours:	90	23	1	4	26	36
idem en %:	100	26	1	4	29	40

* Morts urémiques après avoir produit de l'urine pendant quelques jours.

infection urinaire lors de la réouverture de l'uretère), c'est pourquoi nous les avons considérés séparément. Chez tous les rats qui ont vécu plus de quatre jours après la néphrectomie, la réouverture fonctionnait correctement puisque, comme nous l'avons remarqué dans des expériences préliminaires, des rats néphrectomisés bilatéralement et des rats dont les 2 uretères sont ligaturés meurent tous dans les quatre jours, au plus tard, après l'opération.

Le 46% des rats opérés sont morts dans les quatre jours après la néphrectomie.

5.5 Taux sanguin d'urée

Les résultats sont présentés dans les tableaux 7 et 8 et sous forme graphique (fig. 11).

Chez les **contrôles,** le taux sanguin d'urée est de 34 ± 5 mg %. (89 mesures).

Chez les **contrôles néphrectomisés unilatéralement,** il est de

34±4	mg %	2	jours	après	la	néphrectomie	(16	mesures)
34±3	»	4	»	»	»	»	17	»
34±5	»	7	»	»	»	»	25	»
36±6	»	21	»	»	»	»	9	»
40±4	»	35	»	»	»	»	13	»
35±2	»	49	»	»	»	»	3	»

Après **occlusion unilatérale de l'uretère,** il est de

37±3	mg %	2	jours	après	la	ligature	(8	mesures)
40±5	»	7	»	»	»	»	16	»
42±6	»	14	»	»	»	»	13	»
40±4	»	21	»	»	»	»	13	»
43±6	»	35	»	»	»	»	15	»

Il n'y a pratiquement pas de différence entre le taux d'urée des contrôles et celui des rats néphrectomisés unilatéralement, mais les valeurs trouvées chez les rats après occlusion unilatérale sont légèrement supérieures à celles des contrôles. La raison de cette différence nous est inconnue.

Néphrectomie droite le jour de la réouverture de l'uretère gauche

a) Si l'occlusion a duré deux jours ou une semaine, le taux d'urée est élevé deux jours après la néphrectomie et a repris des valeurs normales après quatre jours pour le premier groupe, et légèrement supérieures à la normale pour le second groupe.

b) Si l'occlusion a duré deux semaines ou plus, la néphrectomie a été suivie d'une augmentation d'urée telle que tous les animaux sont morts dans les quatre jours suivants. C'est pourquoi, dans les autres expériences, nous avons attendu une ou deux semaines entre la réouverture de l'uretère gauche et la néphrectomie droite, permettant ainsi au rein expérimental de récupérer déjà partiellement sa fonction avant d'avoir à assumer à lui seul la fonction excrétrie pour tout l'organisme.

Néphrectomie droite une ou deux semaines après la réouverture de l'uretère gauche

Dans ces conditions, le taux d'urée se stabilise, une semaine au plus tard après la néphrectomie, à des valeurs d'autant plus élevées que l'occlusion a duré plus longtemps, et ces valeurs sont toujours significativement plus élevées que chez les contrôles néphrectomisés unilatéralement.

Si l'on considère les variations individuelles du taux d'urée, pendant la période de régénération, on remarque que celui-ci se fixe à un niveau plus ou moins élevé dans les premiers jours après la néphrectomie et reste à ce niveau pendant les semaines qui suivent. Il peut y avoir des variations importantes d'un rat à l'autre, à l'intérieur du même groupe. En voici deux exemples:

1. mg % d'urée chez 2 rats du groupe 21/14/...

N° rat	Jours après la néphrectomie				
	2	4	7	21	35
358	280	324	248	224	224
661	132	124	96	80	96

2. mg % d'urée chez 2 rats du groupe 14/14/...

N° rat	Jours après la néphrectomie				
	4	14	21	28	35
337	228	120	160	140	144
338	64	52	48	56	76

Malgré ces fortes variations individuelles, les différences entre les moyennes des groupes sont significatives.

TABLEAU 7

Mesures du taux sanguin d'urée. (Moyenne avec déviation standard et nombre de mesures.) Occlusion de l'uretère gauche, néphrectomie droite le jour de la réouverture de l'uretère gauche.

Durée de l'occlusion	Durée entre la néphrectomie et la mesure de l'urée				
	2 jours	4 jours	7 jours	21 jours	35 jours
2 jours	61 ± 19 19	40 ± 15 18	39 ± 10 20	52 ± 18 17	44 ± 13 12
7 jours	328 ± 78 7	75 ± 30 5	58 ± 17 5	52 ± 6 2	62 ± 8 2
14 jours	444 ± 51 2				
21 jours	388 ± 83 6	583 ± 74 4			
35 jours	404 ± 50 7	765 ± 53 3			

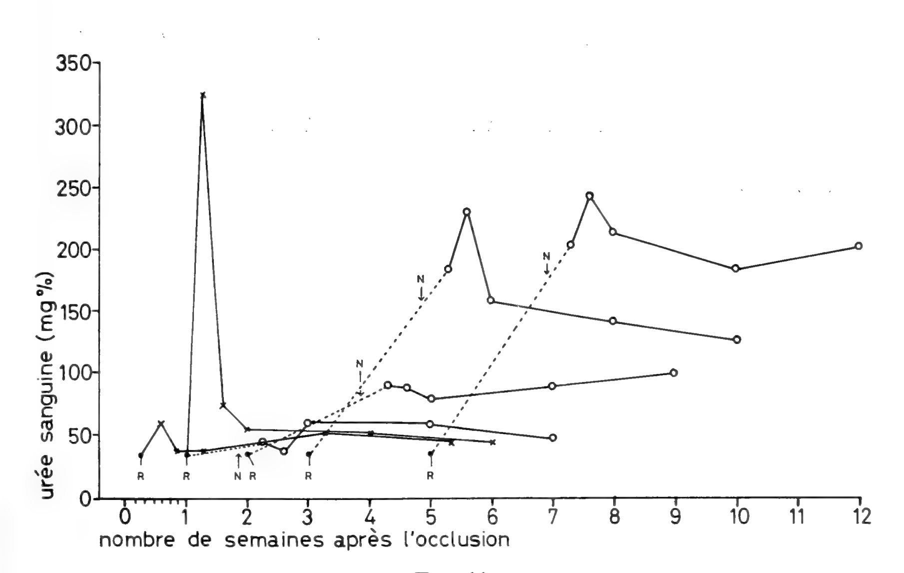


FIG. 11.

Taux sanguin d'urée.

R Réouvertue de l'uretère gauche.
N Néphrectomie droite.
O———O Groupes néphrectomisés 7 à 14 jours après la réouverture de l'uretère contralatéral.
X———X Groupes néphrectomisés le jour de la réouverture de l'uretère contralatéral.
. Contrôles.

TABLEAU 8

Mesures du taux sanguin d'urée. (Moyennes avec déviation standard et nombre de mesures.) Réouverture de l'uretère après 7 à 35 jours, ablation du rein contralatéral 7 ou 14 jours après la réouverture.

Désignation du groupe	Durée entre la néphrectomie et la mesure de l'urée				
	2 jours	4 jours	7 jours	21 jours	35 jours
7/7/...	48±0 4	40±0 2	60±10 12	59±12 10	49±6 3
14/14/...	92±39 12	91±46 15	81±25 15	92±43 9	103±25 6
21/14/...	187±70 12	234±96 12	162±83 8	145±49 8	127±28 3
35/14/...	208±73 8	248±118 8	218±114 8	187±68 6	206±93 2

5.6. CLEARANCE DE L'ORTHO-IODO-HIPPURATE I^{125}

La valeur moyenne obtenue chez 20 **contrôles** est de
2,79 ml/min. 100 g.

Les valeurs moyennes des clearances chez les **contrôles néphrectomisés unilatéralement** sont de:

1,54±0,17 ml/min. 100 g, 1 jour après la néphrectomie n= 8
1,51±0,38 » 7 jours » » » » 11
1,93±0,37 » 21 » » » » » 8
1,64±0,43 » 35 » » » » » 7
1,78±0,25 » 49 » » » » » 4
Moyenne: 1,66±0,37 ml/min. 100 g. n=38

L'amélioration de la clearance de l'hippurate a lieu dans les trois premières semaines après la néphrectomie.

Néphrectomie droite le jour de la réouverture de l'uretère gauche

Les résultats sont présentés sous forme numérique dans les tableaux 9 et 10 et résumés graphiquement (fig. 12). Le but des expériences de ce groupe est de mesurer la fonction rénale avant la régénération.

Les clearances mesurées le lendemain de la double opération (réouverture gauche et néphrectomie droite), sont d'autant plus basses que l'occlusion a duré plus longtemps, et aucune d'entre elles ne dépasse le quart de la valeur moyenne obtenue chez les contrôles néphrectomisés unilatéralement depuis un jour.

Pour les groupes ayant subi une occlusion de deux jours ou une semaine, les clearances remontent à des valeurs semblables à celles des contrôles (néphrectomisés pendant la même durée), une semaine déjà après la néphrectomie.

Les animaux des autres groupes sont tous morts dans les quatre jours suivant la néphrectomie.

TABLEAU 9

Mesures de la clearance de l'ortho-iodo-hippurate en ml/min.100 g. (avec déviation standard et nombre de mesures). Occlusion gauche : 2 à 35 jours. Néphrectomie droite le jour de la réouverture gauche.

Durée de l'occlusion	Durée entre la réouverture et la mesure de la clearance			
	1 jour	7 jours	21 jours	35 jours
2 jours	0,33 ± 0,29 7	1,85 ± 0,33 9	1,81 ± 0,56 11	2,02 ± 0,58 11
7 jours	0,27 ± 0,20 7	1,46 ± 0,34 9	1,50 / 1,67	1,59 / 1,85
14 jours	0,13 ± 0,03 6			
21 jours	0,12 ± 0,03 6			
35 jours	0,07 ± 0,02 6			

Néphrectomie droite une à deux semaines après la réouverture de l'uretère gauche

Le tableau 10 et le graphique (fig. 12) nous montrent que seuls les rats chez lesquels l'occlusion de l'uretère a duré une semaine présentent, après la néphrectomie, une clearance comparable à celle des contrôles (néphrect.). Pour les autres groupes, la clearance présente, dès la première semaine après la néphrectomie, une forte amélioration par rapport à ce qu'elle était avant la régénération, mais elle reste inférieure à celle des contrôles néphrectomisés depuis le même nombre de jours et représente environ la moitié de celle-ci pour une occlusion de deux semaines, la quart pour une occlusion de trois semaines et le cinquième pour une occlusion de cinq semaines.

TABLEAU 10

Mesures de la clearance de l'ortho-iodo-hippurate en ml/min.100 g. (avec déviation standard et nombre de mesures). Occlusion de l'uretère gauche : 2 à 35 jours. Néphrectomie droite 1 à 2 semaines après la réouverture.

Désignation du groupe	Durée entre la néphrectomie et la mesure de la clearance		
	1 semaine	3 semaines	5 semaines
7/7/...	1,47 ± 0,26 9	1,76 ± 0,31 9	1,61 1
14/14/...	0,74 ± 0,17 14	1,00 ± 0,41 9	0,94 ± 0,56 6
21/14/...	0,38 ± 0,12 10	0,47 ± 0,16 8	0,80 / 0,81
35/14/...	0,35 ± 0,23 8	0,32 ± 0,17 6	0,35 1

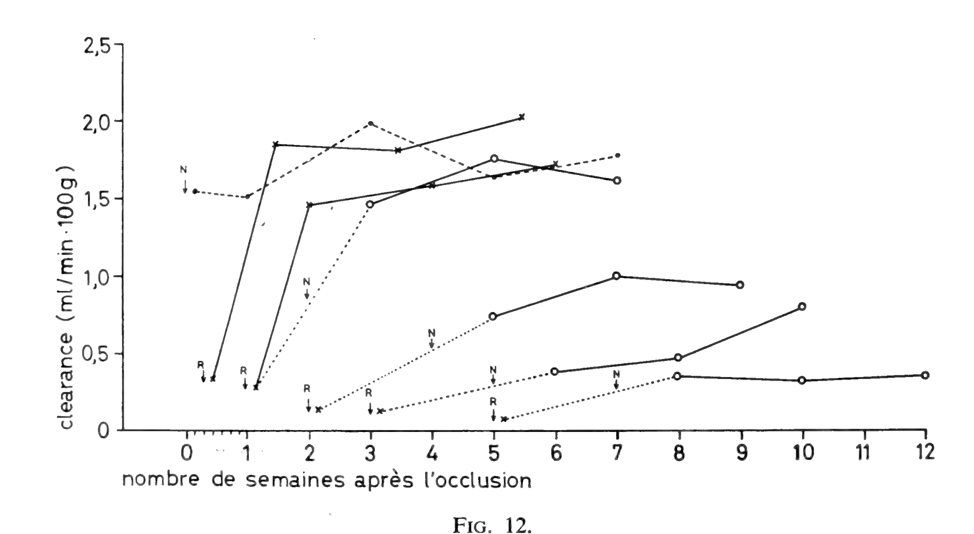


FIG. 12.

Clearance de l'hippurate.

R Réouverture de l'uretère gauche.
N Néphrectomie droite.
O———O Groupes néphrectomisés 7 à 14 jours après la réouverture de l'uretère contralatéral.
X———X Groupes néphrectomisés le jour de la réouverture de l'uretère contralatéral.
. Contrôles.

A. Amélioration de la fonction rénale.
B. Détérioration de la fonction rénale.

Remarques et cas particuliers, au sujet des clearances et de l'urée

1. *Détérioration temporaire de la fonction rénale*

Chez les rats nos 617 et 644, la réouverture et la néphrectomie ont eu lieu deux jours après la ligature (2N/...). Une semaine après la néphrectomie, le taux d'urée était élevé, et la clearance faible; par la suite, le taux d'urée est redescendu et la clearance s'est améliorée.

N° rat	Jours après la néphrectomie	
	7	21
617	0,77*	1,75*
	196	40
644	0,42*	1,12*
	320	62

* Clearance (ml/min. 100 g)
Urée sanguine (mg %)

La cause de cette insuffisance rénale importante, bien que transitoire, était peut-être une infection temporaire, guérie spontanément.

2. *Détérioration brusque de la fonction rénale*, plusieurs semaines après la néphrectomie.

Il est arrivé que le taux sanguin d'urée, qui était constant pendant plusieurs semaines, chez un rat, augmente brusquement et que la clearance présente une forte chute. L'urine était alors infectée et nous avons été obligés d'exclure les valeurs obtenues à partir de ce moment.

Voici 2 exemples qui montrent la diminution de la clearance lors de cette poussée d'urémie:

Jours après néphrectomie	2	4	7	14	21	28	35
Rat n° 656 (14/14/...)							
Urée mg %	106	96	84	64	90	88	228
Clearance ml/min. 100 g	—	—	0,72	—	1,46	—	0,18
Rat n° 582 (35/14/...)							
Urée mg %	244	266	168	170	204	232	480
Clearance ml/min. 100 g	—	—	0,21	—	0,30	—	0,10

Voici, en pour-cent du nombre d'animaux par groupe, quelle a été la fréquence de ces cas:

Durée de l'occlusion:

2	jours	1	cas	sur	21	soit	5%
7	»	1	»	»	18	»	5%
14	»	6	»	»	18	»	30%
21	»	2	»	»	13	»	15%
35	»	4	»	»	8	»	50%

Puisque la fréquence de ces infections est plus élevée chez les rats qui ont subi une longue occlusion, nous pensons que la résistance à l'infection diminue lorsque les dommages anatomiques sont plus avancés.

3. *Exemples de valeurs individuelles*

On a remarqué, dans certains cas, une amélioration de la clearance entre la première et la cinquième semaine après la néphrectomie. Cette amélioration ne correspondait pas forcément à une diminution de l'urée sanguine.

Si l'on considère l'ensemble des résultats, on ne constate pas d'amélioration de la clearance entre la première et la cinquième semaine après la néphrectomie (à l'intérieur d'un groupe), car il arrive aussi que l'on assiste à une diminution de la clearance après 3 ou 5 semaines, l'urée sanguine restant presque constante.

La figure 13 nous donne quelques exemples de ces cas. Il s'agit de rats qui ne présentaient pas d'infection. Ces quelques exemples nous montrent que la corrélation entre la méthode des clearances et celle de l'urée n'est pas assez précise pour rendre compte des petites variations de la fonction rénale d'une semaine à l'autre chez un même rat, mais qu'elle est bonne si l'on compare la fonction rénale de 2 rats et excellente si l'on compare la fonction de 2 groupes de rats traités différemment.

5.7. Volume urinaire et osmolalité

1. *Le volume d'urine excrété en 24 heures* (rapporté à 100 g de poids corporel) une semaine après l'ablation du rein sain augmente avec la durée de l'occlusion. Pour tous les groupes, ces valeurs sont plus élevées que pour les contrôles néphrectomisés unilatéralement depuis une semaine. Ces valeurs sont résumées dans le tableau suivant:

TABLEAU 11

Désignation du groupe	Volume urinaire ml/24 h. 100 g	n	Différence
Contrôles N.U.	3,6 ± 0,6	6	
2N/7	5,5 ± 1,5	14	+ 53 S
7/7/7	5,7 ± 1,9	7	+ 58 S
14/14/7	7,6 ± 2,4	10	+ 111 S
21/14/7	12,1 ± 2,0	6	+ 236 S
35/14/7	9,6 ± 3,4	4	+ 167 S

n: nombre de rats.
Différence: différence en % des contrôles néphrectomisés.
S: $p \leq 0{,}05$.

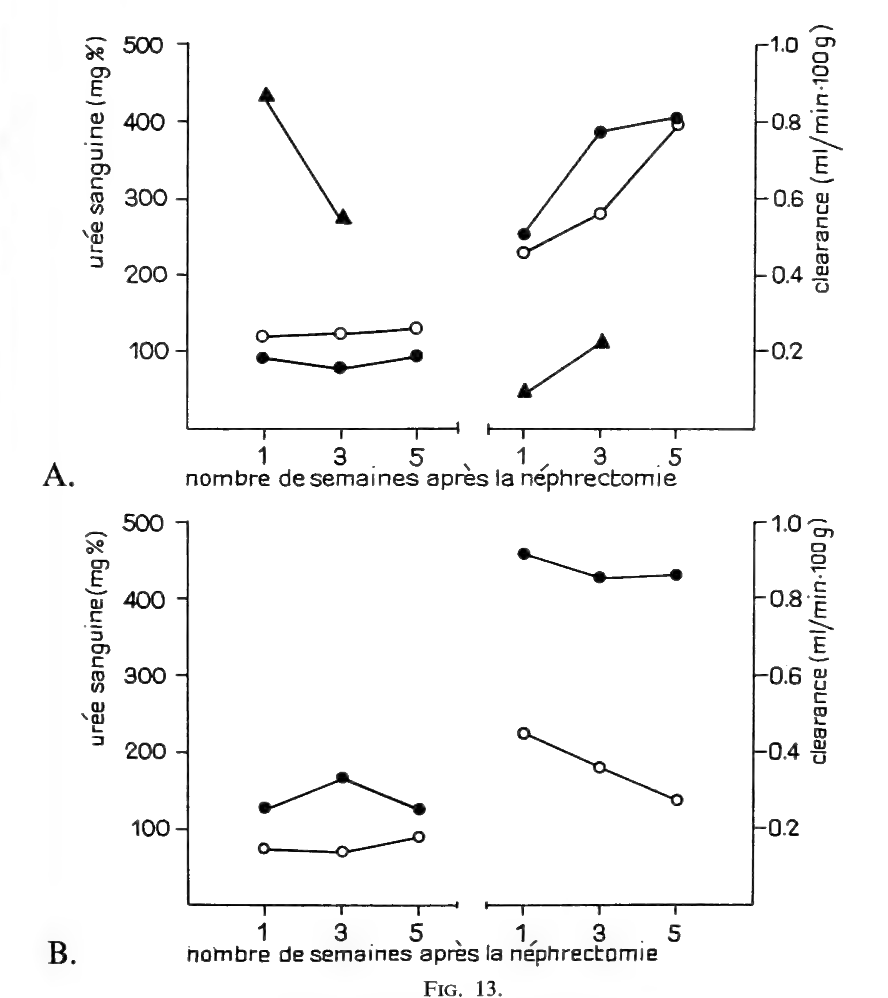


FIG. 13.

Exemples de valeurs individuelles.
A. Amélioration de la fonction rénale. — B. Détérioration de la fonction rénale.

2. *L'osmolalité* de l'urine, mesurée dans des échantillons prélevés dès le cinquième jour après l'ablation du rein sain, diminue quand la durée de l'occlusion augmente, et ces valeurs sont toutes inférieures à celles des contrôles néphrectomisés unilatéralement.

TABLEAU 12

Osmolalité urinaire.

Groupe	mOsm/kg	n
Contrôles N.U.	1198±306	10
2N/5 ou plus	991±274	7
7/7/5 ou plus	955±100	4
14/14/5 ou plus	596±56	8
21/14/5 ou plus	479±70	10
35/14/5 ou plus	320	1

n: nombre de mesures.
Contrôles N.U.: contrôles néphrectomisés unilatéralement.

Si nous comparons le volume d'urine excrété et la clearance mesurés chez le même rat une semaine après la néphrectomie (graphique fig. 14), nous voyons que presque toutes les valeurs diffèrent de celles des contrôles néphrectomisés et que le rapport entre l'excrétion urinaire et la clearance est nettement lié à la durée de l'obstruction.

Il ressort également de cette étude que le pouvoir de réabsorption de l'eau est d'autant plus altéré que l'occlusion a duré plus longtemps.

6. DISCUSSION GÉNÉRALE

Les résultats ont déjà été discutés précédemment pour chaque méthode. Maintenant nous voudrions tracer une image d'ensemble de la fonction rénale pour chaque groupe étudié, sur la base de tous les renseignements obtenus par les différentes méthodes. Nous essayerons également de donner une interprétation du fonctionnement des reins avant et surtout après la régénération.

6.1. Fonction rénale avant la régénération

De nombreux auteurs se sont intéressés à la morphologie, à l'histologie et au fonctionnement des reins hydronéphrotiques (12, 17, 19, 25, 26, 29, 30, 31, 32, 33, 36, 37, 43, 47, 52, 54, 55, 60, 61, 62, 65, 66, 72, 73, 74, 78), et la littérature sur ce sujet a été résumée en plusieurs endroits (10, 21, 25, 71, 77).

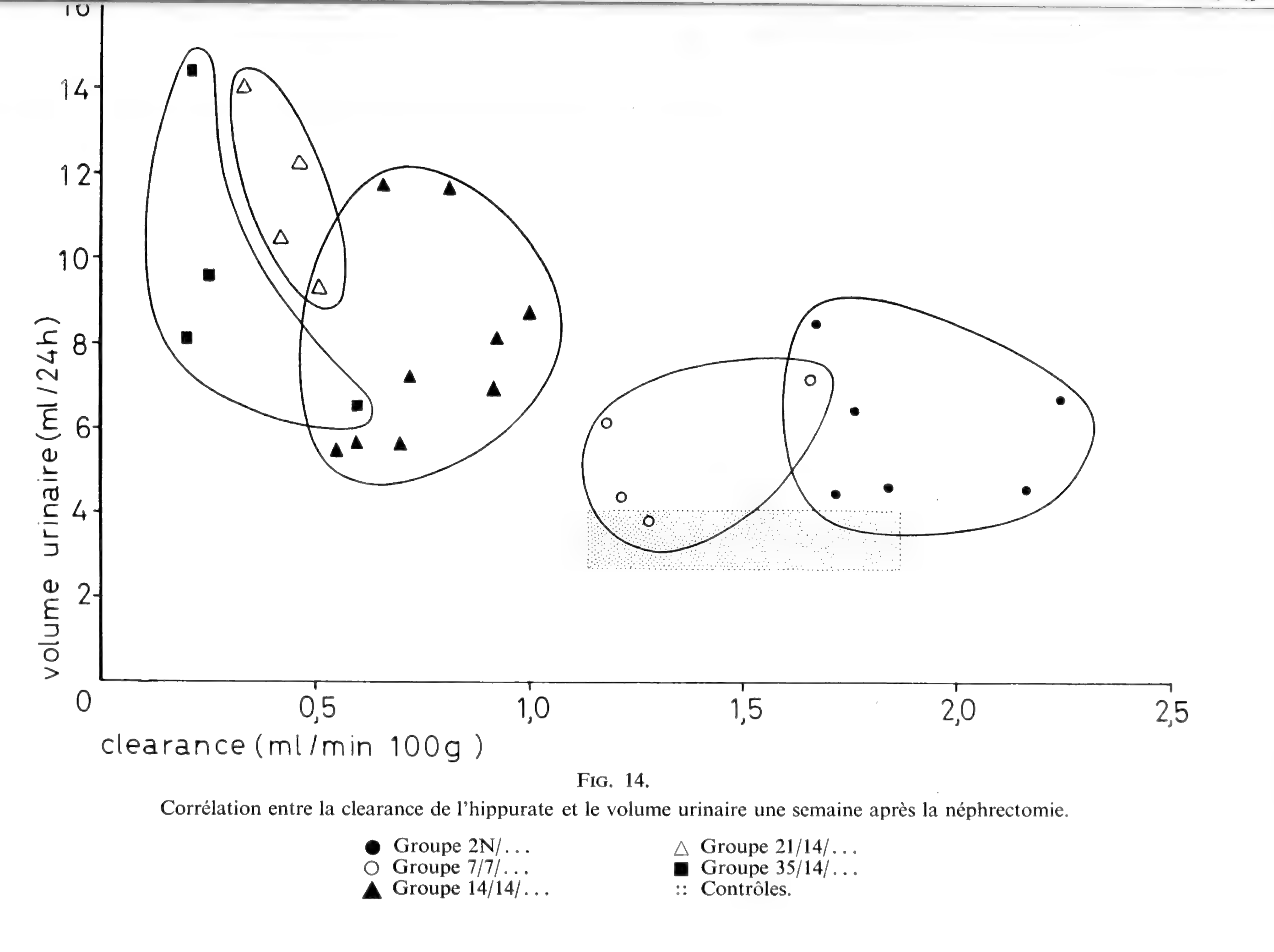


FIG. 14.

Corrélation entre la clearance de l'hippurate et le volume urinaire une semaine après la néphrectomie.

● Groupe 2N/. . .
○ Groupe 7/7/. . .
▲ Groupe 14/14/. . .
△ Groupe 21/14/. . .
■ Groupe 35/14/. . .
:: Contrôles.

Ce que nous retiendrons des études faites sur l'hydronéphrose, c'est surtout ce qui concerne la fonction du rein après l'occlusion de l'uretère, puisque nous voulons voir dans quelle mesure celle-ci s'améliore après la réouverture des voies urinaires.

En accord avec les auteurs cités plus haut, nous constatons:

1. Une diminution très rapide de la fonction rénale due à l'occlusion. Après deux jours, en effet, elle a déjà diminué de 75% au minimum.

2. Une atrophie et une disparition de l'activité plus rapides au niveau des tubules qu'à celui des glomérules, ceux-ci étant encore perfusés longtemps après l'arrêt de la filtration, comme le montrent les observations avec le vert Lissamine. SHELDON (67) en 1905 déjà, puis WIDEN (76, 77), PRIDGEN (53) et GREENBERG (21, 22) ont déjà prêté attention à ce fait sans l'avoir toutefois constaté sur des reins vivants.

3. La persistance d'une certaine activité dans quelques tubules, attestée par la coloration au vert Lissamine. Il est incontestable que la filtration continue, particulièrement dans les tubules situés au centre du bord externe du rein. A part STRONG (72) pour qui le rein, après occlusion de l'uretère, cesse de fonctionner comme tel, et pour qui il n'y aurait plus de sécrétion active, beaucoup d'auteurs sont de l'avis de HINMAN (30) qui compare le rein hydronéphrotique à un « lac d'eau toujours renouvelée par une sécrétion active ». (11, 18, 19, 22, 40, 46, 50, 52, 65).

Pour expliquer comment l'urine filtrée et sécrétée quitte le bassinet, certains auteurs font intervenir un mécanisme de réabsorption pyélo-tubulaire, pyélo-veineux ou pyélo-lymphatique (14, 16, 29, 40, 44, 58, 75).

Si les expériences que nous avons faites en injectant du vert Lissamine montrent que la filtration continue dans une partie des tubules même après une occlusion de cinq semaines, elles ne nous indiquent pas par quelle voie l'urine formée quitte le rein. Jusqu'à aujourd'hui aucune étude de la réabsorption n'a été faite au niveau du tubule après occlusion complète de l'uretère et la question reste ouverte.

Ajoutons encore, au sujet du fonctionnement des reins hydronéphrotiques, que plusieurs auteurs constatent une diminution du pouvoir de concentration, déjà après une occlusion de courte durée. Ceci a été observé en clinique par CHAPMAN et *al.* (8, 9) et BERLYNE (1, 2) et expérimentalement par KERR (38, 39) entre autres. SUKI (74) attribue la diurèse de type osmotique qui se développe pendant l'hydronéphrose (due à l'occlusion partielle de l'uretère) à une hyperperfusion des tubules.

Notre but n'est toutefois pas d'étudier la fonction du rein pendant l'occlusion, mais l'amélioration dont elle est capable après la réouverture de l'uretère.

6.2. Fonction rénale après la régénération

Le tableau 13 nous donne une image d'ensemble des résultats obtenus par les différentes méthodes, pour les 5 groupes expérimentaux, après la régénération.

Tableau 13

Fonction rénale après la régénération.

Groupe	Urée*	Clearance*	Poids rein*	T.P. vert lis.	Vol. urine*	Osmo-lalité*	mOsm/ 24 h
N/...	+ 15, + 44, + 10	Normale	+22	Lég. prolongé ou normal	+ 53	−10	5,3
/7/...	+ 41, + 64, + 22	Normale	+ 4	Normal	+ 58	−15	4,8
4/14/...	+138, +156, +158	−51, −48, −43	−13	Lég. prolongé ou normal	+111	−50	4,2
1/14/...	+377, +303, +218	−75, −76, −51	−27	Lég. prolongé	+236	−60	4,5
5/14/...	+540, +420, +415	−77, −83, −79	−49	Normal	+167	−75	—

* Différences en % par rapport aux contrôles néphrectomisés, 1, 3, 5 semaines après la néphrectomie, à l'observation (poids) semaine après la néphrectomie (osmolalité et vol. urine)

a. *Corrélation entre la clearance de l'hippurate et le poids des reins*

L'examen du tableau récapitulatif (tabl. 13) nous montre que la relation entre la clearance et le poids des reins est très mauvaise. En effet, pour le groupe des rats qui ont subi une occlusion de deux jours, la régénération n'amène qu'une très légère augmentation de la clearance alors que le poids des reins augmente de 22 % par rapport aux contrôles néphrectomisés unilatéralement. Si l'occlusion a duré cinq semaines, la clearance, après la régénération, atteint un cinquième de la valeur des contrôles alors que le poids du rein n'est diminué que de moitié.

Cette absence de corrélation ne nous surprend en fait pas puisque nous avons déjà remarqué que le poids du rein ne subit pas d'augmentation après la période de régénération, et nous conclurons en disant que le poids d'un rein ne nous permet aucun pronostic quant à la fonction de cet organe

Ceci s'explique en partie par le fait que les tubules d'un rein non fonctionnel peuvent être remplis d'un liquide qui ne circule pas (tubules dilatés ne se colorant pas après injection de vert Lissamine). Murphy (46) estime que la masse du rein dépend aussi de l'état oedémateux de cet organe. Peut-être obtiendrait-on une meilleure corrélation entre la fonction et le poids sec du rein.

b. *Corrélation entre les mesures de clearance et les observations avec le vert Lissamine*

On remarque, dans toutes les expériences faites, que plus la clearance est basse, plus le nombre de tubules (visibles en surface) qui se colorent avec le vert Lissamine est réduit. On a vu en effet que plus l'occlusion a duré longtemps, plus la partie qui redevient active après la période de régénération est petite. Ceci nous amène à la conclusion que la clearance de l'hippurate diminue d'un groupe à l'autre parce que le nombre de tubules actifs diminue, et non pas parce que la clearance de chaque néphron diminue.

Ces observations confirmeraient l'hypothèse des néphrons intacts de PLATT (51) et BRICKER (5, 6).

Nous n'avons pas mesuré la filtration glomérulaire par néphron, mais le fait que le temps de passage proximal soit en général normal et les tubules souvent dilatés nous amène à penser que le taux de filtration glomérulaire par néphron doit être supérieur à la normale pour une partie des tubules en tous cas.

Les expériences faites nous ont montré que les tubules de la partie active, après la régénération sont accessibles à la microponction et il sera possible de déterminer la filtration glomérulaire, la pression intratubulaire et la réabsorption d'eau au niveau des néphrons individuels.

Le problème du fonctionnement des néphrons lorsque leur population est réduite a déjà intéressé nombre d'auteurs.

PLATT (51) a constaté une dilatation des tubules restés intacts en cas d'insuffisance rénale, et estime que leur hypertrophie permet de maintenir la régulation du milieu intérieur.

HAYSLETT (24) a démontré, dans une étude par microponctions, que la filtration glomérulaire par néphron augmente de 42,5 à 78,8 ml/min lorsqu'on détruit la moitié de la masse rénale, mais que l'ablation de 85% de celle-ci ne provoque pas une nouvelle augmentation de la filtration. Nous ne pouvons toutefois pas comparer ce modèle au nôtre car Hayslett a étudié des tubules normaux alors que, dans nos expériences, les tubules ont subi une dilatation et un arrêt d'activité pendant la période d'occlusion dont nous ne pouvons pas prévoir les conséquences.

BRICKER (5, 7) a développé l'hypothèse des néphrons intacts: lorsque la fonction du rein est réduite (lors d'une maladie rénale chronique) le nombre de tubules actifs diminuerait, mais la filtration glomérulaire par néphron augmenterait et la fonction des néphrons actifs resterait normale.

c. *Corrélation entre la clearance de l'hippurate et le taux sanguin d'urée*

La filtration glomérulaire est considérée comme le principal paramètre de la fonction rénale. Aussi aurait-il été judicieux de la mesurer dans nos expériences.

Si nous ne l'avons pas fait, c'est parce que la fonction rénale des rats hydronéphrotiques est si faible et l'espace mort représenté par le bassinet si grand, que nous n'étions pas en mesure de déterminer de manière précise la clearance de l'inuline, par exemple, dans ces conditions, et il nous a paru préférable de choisir d'autres paramètres.

Le taux sanguin d'urée est un index de la filtration glomérulaire même lorsque la fonction rénale est réduite (STRAUSS et WELT, 71).

La clearance de l'hippurate diminue parallèlement au courant plasmatique rénal lorsque la fonction rénale est réduite et, généralement, la filtration glomérulaire diminue aussi lorsque le flux plasmatique rénal diminue.

Donc les deux paramètres choisis, le taux sanguin d'urée et la clearance de l'hippurate, reflètent les variations de la filtration glomérulaire lorsque la fonction rénale diminue. Nous avons vu, par quelques exemples (p. 000, fig. 13) que, effectivement, dans le cas de l'hydronéphrose, le taux sanguin d'urée croit lorsque la clearance de l'hippurate diminue.

Si la régénération, après une occlusion de 2 et 7 jours, semble meilleure pour la clearance que pour le taux sanguin d'urée, cela vient en partie du fait que, chez plusieurs rats, nous n'avons mesuré que le taux sanguin d'urée et qu'il se trouvait être souvent supérieur à la moyenne chez ces animaux. D'autre part, le graphique (fig. 15) nous montre que la relation entre les 2 paramètres correspond assez bien à une proportionnalité inverse.

d. *Pouvoir de concentration de l'urine*

Si nous ouvrons à nouveau l'uretère et que nous enlevons le rein sain 2 ou 7 jours après avoir posé la ligature, nous observons, après 24 heures d'anurie totale ou presque, une polyurie très marquée. Le deuxième jour, en effet, après la réouverture de l'uretère, le volume d'urine excrété est environ le double de ce qu'il sera après une semaine. Cette diurèse passagère doit être distinguée de la diurèse chronique qui apparaît chez les animaux dont l'uretère a subi une longue occlusion. Nous avons vu que cette polyurie chronique est d'autant plus abondante, et l'urine d'autant plus diluée, que l'occlusion a duré plus longtemps.

Il est bien connu que, lors d'une insuffisance rénale, le pouvoir de concentration du rein diminue (6, 23, 51). Cette diminution pourrait être due à une augmentation de la quantité de solutés par néphron (23) ou au passage d'un volume d'urine excessif dans les néphrons (6, 7). Dans le cas de l'hydronéphrose, il en va de même (49). La polyurie initiale a été observée chez l'homme (4, 8, 9, 41, 42, 45, 56, 57) et expérimentalement (2, 13, 38, 39).

BERLYNE (2) estime qu'elle est due à une diminution du gradient osmotique intrarénal et BRICKER (5) pense qu'elle proviendrait d'une diminution de la réabsorption proximale.

SUKI (74) et EKNOYAN (10*b*) ont étudié la diminution du pouvoir de concentration qui apparaît lors de l'hydronéphrose provoquée par une occlusion partielle de l'uretère chez le chien. Elle résulterait d'une diminution de l'hypertonicité médullaire due à une diminution du transport du sodium dans l'espace interstitiel, causée par la réduction du nombre de tubules fonctionnant dans la médulla.

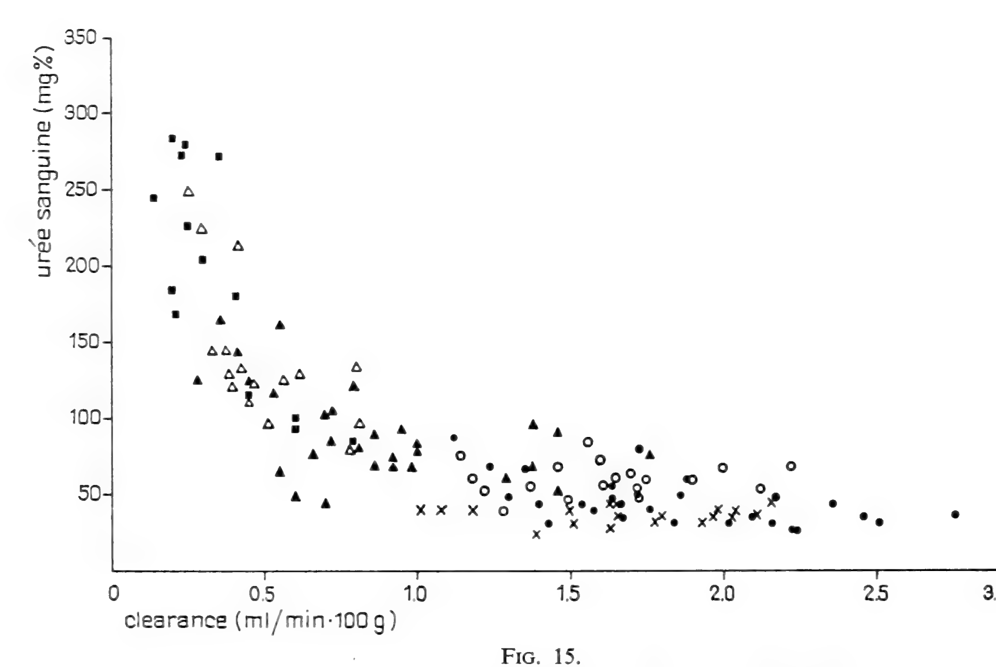


FIG. 15.

Corrélation entre le taux sanguin d'urée et la clearance de l'hippurate.

● Groupe 2N/...
○ Groupe 7/7/...
▲ Groupe 14/14/...
△ Groupe 21/14/...
■ Groupe 35/14/...
× Contrôles.

Nos expériences nous ont montré (observations avec le vert Lissamine et histologie) que nous assistons effectivement à une forte réduction du nombre de tubules actifs lorsque l'occlusion, avant la réouverture, a duré plus longtemps, ce qui serait en accord avec les théories de SUKI et d'EKNOYAN.

L'anomalie la plus frappante, histologiquement, dans les néphrons actifs, est la forte dilatation des canaux collecteurs. Elle pourrait être responsable de la diminution du pouvoir de concentration: on peut imaginer que l'équilibration osmotique du liquide intratubulaire avec le milieu interstitiel ne se fait plus que sur les bords des canaux collecteurs, et que le liquide coulant au centre reste hypotonique.

Mais l'élément qui contribue le plus largement à la réduction du pouvoir de concentration est probablement l'atrophie papillaire. Il est certain que le gradient osmotique n'est pas aussi développé que normalement puisque la longueur de la papille est réduite (p. 000) et que ce gradient dépend de la longueur des anses de Henlé dans la papille.

e. *Mécanisme de la régénération*

Les expériences présentées dans ce travail concernent la fonction rénale, d'une part au moment de la réouverture de l'uretère, d'autre part après que la régénération, mesurée par la clearance de l'hippurate et le taux sanguin d'urée, a atteint son maximum. Sur les stades intermédiaires, nous n'avons aucun renseignement.

Nous pouvons proposer 2 modèles théoriques pour expliquer ce qui se passe pendant cette période.

1. **Régénération quantitative**

Un petit groupe de tubules, situés au centre du bord externe du rein (puisque c'est là que les tubules sont le mieux préservés), se remettrait à fonctionner au moment de la réouverture de l'uretère et, dans les jours suivants, la région active deviendrait de plus en plus grande, c'est-à-dire que le nombre de tubules qui recommencent à fonctionner normalement augmenterait.

2. **Régénération qualitative**

La région active aurait, dès le jour de la réouverture de l'uretère, ses dimensions définitives, avec un nombre bien défini de néphrons restés intacts, mais les tubules ne fonctionneraient que partiellement, et leur activité s'accroîtrait de jour en jour.

Il n'est pas exclu que ces mécanismes interviennent les deux.

Résumé

Nous avons étudié la fonction rénale chez le rat après occlusion complète puis réouverture de l'uretère gauche et néphrectomie droite. Durée de l'occlusion: 2, 7, 14, 21 et 35 jours. Nous avons mesuré le poids des reins, examiné des coupes histologiques, mesuré le temps de passage du vert Lissamine, effectué des cultures bactériologiques de l'urine, mesuré le taux sanguin d'urée, la clearance de l'hippurate, le volume d'urine excrété et l'osmolalité de l'urine.

La régénération, mesurée par le taux sanguin d'urée et la clearance de l'hippurate, a atteint son maximum trois semaines au plus tard après la réouverture de l'uretère.

Le lendemain de la réouverture de l'uretère (et néphrectomie contralatérale) après une occlusion de 2 à 35 jours, la clearance était égale à 1/5 environ de celle des contrôles.

Après 2 et 7 jours d'occlusion, la régénération maximale était telle que la clearance de l'hippurate, le taux sanguin d'urée, le temps de passage du vert Lissamine et l'aspect histologique des reins étaient presque normaux. Le pouvoir de concentration était diminué et les tubules, tous ouverts, légèrement dilatés. Après 14, 21 et 35 jours d'occlusion et régénération maximale, la clearance était, respectivement: 1/2, 1/4 et 1/5 environ des valeurs des contrôles. Le taux sanguin d'urée s'est stabilisé aux environs de, respectivement: 90, 140 et 200 mg %.

Lorsque la durée de l'occlusion, avant la réouverture, a augmenté, on a remarqué que:

1. Le volume d'urine a augmenté et son osmolalité a diminué;
2. la zone active, dans laquelle 80-100% des tubules se sont colorés avec le vert Lissamine et où les temps de passage proximaux étaient normaux ou légèrement accrus, était de plus en plus restreinte, et formait la partie médiane du rein;
3. les parois extérieures du bassinet, toujours plus distendues, et les pôles se sont atrophiés: les tubules étaient fermés, comprimés, et les glomérules apparaissant à la surface, étaient seuls encore perfusés.

Nous discutons le fonctionnement du rein et des tubules après la régénération.

Summary

In rats renal function was studied after complete obstruction of the left ureter for 2, 7, 14, 21 and 35 days, and release of the obstruction for one to ten weeks accompanied by controlateral nephrectomy.

We measured the weight of the kidneys, examined their histological sections, determined the passage time of lissamine green, checked the sterility of the urine, and measured blood urea, clearance of hippurate, the volume of urine excreted, and its osmolality.

Recovery was assessed using blood urea, and the clearance of the hippurate as parameters. It reached its highest level within three weeks after release of the obstruction.

One day after the release of the obstruction (and controlateral nephrectomy), after an obstruction of 2 to 35 days, the clearance was about 1/5 of its control value. After 2 and 7 days obstruction, the recovery was such that the clearance of hippurate, the blood urea, the passage time of lissamine green, and the histological picture of the kidney were nearly normal. After 14, 21 and 35 days

obstruction and recovery, the clearance was, respectively: 1/2, 1/4 and 1/5 of its control value. The blood urea level stabilised at about 90, 140 and 200 mg%. With increasing duration of the obstruction we noticed that:

1. the volume of urine increased, its osmolality decreased;
2. the active part of the kidney, in which 80-100% of the tubules were coloured by lissamine green, and where the proximal passage times were normal or slightly increased, became smaller, and was located in the middle part of the kidney;
3. the outer walls of the pelvis (always more stretched), and the poles became atrophic: the tubules were collapsed and the glomerules, appearing at the surface, were the only elements still perfused.

The function of the kidney and of the tubules after the recovery is discussed.

Zusammenfassung

Die Nierenfunktion bei Ratten wird einerseits untersucht nach vollständiger Ausschaltung des linken Ureters nach 2, 7, 14, 21 und 35 Tagen, andererseits nach Aufhebung dieser Ausschaltung für ein bis zehn Wochen, begleitet von controlateraler Nierenentfernung.

Wir kontrollierten das Gewicht der Nieren, untersuchten ihre histologischen Schnitte, bestimmten die Passagezeit von Lissamingrün, prüften die Sterilität des Harns, stellten den Harnstoffgehalt des Blutes, die Clearance von Hippuran und das Volumen des ausgeschiedenen Harns und seine Osmolalität fest.

Um die Erholungszeit abzuschätzen, nahmen wir den Harnstoffgehalt des Blutes und die Clearance von Hippuran als Parameter. Der Höchstpunkt wurde innerhalb von 3 Wochen nach dem Aufheben der Ureterausschaltung erreicht.

Einen Tag, nachdem die Uretersperre aufgehoben (und eine controlaterale Nierenentfernung vorgenommen) worden war, und nach der Ausschaltung des Ureters von 2 bis 35 Tagen, zeigte die Clearance ca. 1/5 ihres Kontrollwertes. Nach 2 und 7 Tagen der Ureterausschaltung war die Erholung derart, dass die Clearance von Hippuran, der Harnstoffgehalt des Blutes, die Passagezeit von Lissamingrün und das histologische Bild der Niere fast normal waren. Nach 14, 21 und 35 Tagen der Uretersperre und anschliessender Erholung wies die Clearance 1/2, 1/4 bzw. 1/5 ihres Kontrollwertes auf. Der Harnstoffspiegel des Blutes stabilisierte sich bei 90, 140 bzw. 200 mg%.

Mit steigender Dauer der Uretersperre bemerkten wir, dass:

1. das Volumen des Harns anwuchs, seine Osmolalität jedoch absank;

2. der aktive Teil der Niere, in dem 80-100% der Tubuli mit Lissamingrün angefärbt waren und wo die proximalen Passagezeiten normal oder nur leicht erhöht waren, verkleinerte sich und war in dem Mittelteil der Niere lokalisiert;

3. die Aussenwände der Pelvis (immer mehr gedehnt) und die Pole atrophierten: die Tubuli kollabierten und die an der Oberfläche erscheinenden Glomeruli waren die einzigen noch durchflossenen Elemente.

Die Funktion der Niere und der Tubuli nach der Erholung werden diskutiert.

BIBLIOGRAPHIE

(1) Berlyne, G. M. 1961. *Distal tubular function in chronic hydronephrosis.* Q. J. Med. 30: 339-355.

(2) — and A. Macken. 1962. *On the mechanism of renal inability to produce a concentrated urine in chronic hydronephrosis.* Cli. Sci. 22: 315-324.

(3) Blaufox, M. D., R. D. Guttmann and J. P. Merrill. 1967. *Measurement of renal function in the rat with single injection clearance.* Am. J. Physiol. 212: 629-632.

(4) Bricker, N. S., E. I. Shwayri, J. B. Reardan, D. Kellog, J. P. Merrill and J. H. Holmes. 1957. *An abnormality in renal function resulting from urinary tract obstruction.* Am. J. Med. 23: 554-564.

(5) — 1957. *The functional capacity of persisting nephrons in experimentally induced chronic Bright's disease.* J. Lab. Clin. Med. 50: 796-797.

(6) — R. R. Dewey, H. Lubowitz, J. Stokes and T. Kirkensgaard. 1959. *Observations in the concentrating and diluting mechanismes of the diseased kidney.* J. Clin. Invest. 38: 516-523.

(7) — P. A. Morrin and S. W. Kirne. 1960. *The pathologic physiology of chronic Bright's disease. An exposition of the « intact nephron hypothesis ».* Am. J. Med. 28: 77-98.

(8) Chapman, A. and O. Voinchet. 1967. *Un piège de la thérapeutique de la levée d'obstacle urinaire: l'excès thérapeutique.* Anesth. Analg. Réanim. 24: 549-558.

(9) — M. Gay and M. Legrain. 1970. *La levée d'obstacle de la voie excrétrice urinaire. Etude de la fonction rénale et de l'équilibre hydro-électrique.* Nephron 7: 258-276.

(10) Earlam, R. J. 1967. *Recovery of renal function after prolonged ureteric obstruction.* Br. J. Urol. 39: 58-62.

(10*b*) Eknoyan, G., W. N. Suki, M. Martinez-Maldonado and M. A. Anhalt. 1970. *Chronic hydronephrosis: observations on the mechanism of the defect in urine concentration.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 134: 634-639.

(11) Elkin, M., S. Boyarsky, J. Martinez and N. Kaplan. 1964. *Physiology of ureteral obstruction as determined by roentgenologic studies.* Am. J. Roentg. 92: 291-301.

(12) Fabian, E. 1904. *Die Niere des Kaninchens nach der Unterbindung ihres Harnleiters.* Path. u. path. Anat., Biblioth. Med. C. 18: 1-72.

(13) FINKLE, A. L., S. J. KARG and D. R. SMITH. 1970. *Parameters of renal functional capacity in reversible hydroureternephrosis in dogs.* Invest. Urol. 7: 371-377.
(14) FORGÁCS, I. 1965. *Absorption of clearance substance from the renal pelvis.* Acta physiol. hung., Suppl. 26: 41.
(15) — and F. RÉNYI VÁMOS Jr. 1967. *Tubular PAH secretion in experimental hydronephrosis.* Acta physiol. hung. 32: 349-354.
(16) FUCHS. 1930. *Pyelovenous backflow in human kidney.* J. Urol. 23: 181-216.
(17) GHOREYEB, A. A. 1914. *A study of the circulation of the kidneys following ligation of one ureter.* J. exp. Med. 20: 191-200.
(18) GÖMÖRI, P., E. LANG and L. TAKÁCSY-NAGY. 1959. *Renal function in hydronephrosis.* Acta med. hung. 13: 101-110.
(19) — and L. TAKÁCSY-NAGY. 1960. *Glomerular filtration and reversibility in experimental hydronephrosis.* Urol. int. 10: 385-394.
(20) GOVAN, D. E. 1961. *Experimental hydronephrosis.* J. Urol. 85: 432-452.
(21) GREENBERG, S. R. 1963. *The highways of experimental hydronephrosis.* Urol. int. 16: 376-386.
(22) — 1966. *The bilateral effects occuring in hydronephrosis produced experimentally by various procedures.* Urol. int. 21: 1-17.
(23) HAYMAN, J. M., N. P. SHUMWAY, P. DUMKE and M. MILLER. 1939. *Experimental hypostenuria.* J. Clin. Invest. 18: 195-212.
(24) HAYSLETT, J. P., M. KASHGARIAN and F. H. EPSTEIN. 1969. *Mechanism of change in the excretion of sodium per nephron when renal mass is reduced.* J. Clin. Invest. 48: 1002-1006.
(25) HERDMAN, J. P. and N. T. JACO. 1956. *The renal circulation in experimental hydronephrosis.* Br. J. Urol. 22: 52-55.
(26) HINMAN, F. 1919. *Experimental hydronephrosis. Repair following ureterocystostomy in white rats with complete ureteral obstruction.* J. Urol. 3: 147-174.
(27) — 1923. *Experimental hydronephrosis. Significance of compensatory hypertrophy and disuse atrophy to repair.* J. Am. med. Ass. 315-319.
(28) — 1934. *The pathogenesis of hydronephrosis.* Surgery Gynec. Obstet. 58: 356-376.
(29) — 1945. *Hydronephrosis.* I. *The structural changes.* II. *The functional changes.* III. *Hydronephrosis and hypertension.* Surgery 17: 816-849.
(30) — and O. W. BUTLER. 1923. *Repair in hydronephrosis with reference particularly to early and late changes after relief of brief obstructions when opposite kidney is not disturbed.* J. Am. med. Ass. 81: 2021-2023.
(31) IDBORN, H. 1956. *Renal angiography in experimental hydronephrosis.* Acta radiol., Suppl. 136-138: 1-85.
(32) — and A. MUREN. 1957. *Renal blood flow in experimental hydronephrosis.* Acta physiol. scand. 38: 200-206.
(33) JAKSY, J. 1935. *Ueber die auf hydronephrotische Grundlage entstandene Atrophie der Niere.* Z. urol. Chir. 40: 395-421.
(34) JOELSON, J. J., C. S. BECK and A. R. MORITZ. 1929. *Renal counterbalance.* Arch. Surg. 19: 673-711.
(35) JOHNSON, R. A. 1918. *Renal function in experimental hydronephrosis.* J. exp. Med. 28: 193-212.
(36) KAWASOYE, M. 1912. *Experimentelle Studien zum künstlichen Ureterverschluss.* Z. gynäk. Urol. 3: 113-145.
(37) — 1914. *Ein weiterer Beitrag zur anatomischen Veränderungen der Nieren nach dem künstlichen Ureterverschluss.* Z. gynäk. Urol. 107-113.

(38) KERR, W. S. 1954. *Effects of complete ureteral obstruction for one week on kidney function.* J. appl. Physiol. 6: 762-772.

(39) — 1956. *Effects of complete ureteral obstruction in dogs on kidney function.* Am. J. Physiol. 184: 521-526.

(40) LEE-BROWN, R. K. 1924. *The circulatory changes in progressive hydronephrosis.* J. Urol. 12: 1-17.

(41) LEGRAIN, M. et A. CHAPMAN. 1968. *Problèmes biologiques et cliniques posés par les levées d'obstacles de la voie urinaire.* Ann. Chir. 2: 259-264.

(42) MAHER, J. F., G. E. SCHREINER and T. J. WATERS. 1963. *Osmotic diuresis due to retained urea after release of obstructive uropathy.* New Engl. J. Med. 268: 1009-1104.

(43) MAY, P., W. KIRSCH and E. OBERHAUSEN. 1970. *Die seitengetrennte Bestimmung der* $_{131}$*I-Hippuranclearance nach einseitiger harnleiterbindung bei Hunden.* Der Urologe (Ausgabe A) 9: 224-229.

(44) MORISON, D. M. 1929. *Routes of absorption in hydronephrosis. Experimentation with dyes in the totally obstructed ureter.* Brit. J. Urol. 1: 30-45.

(45) MULDOWNEY, F. P., J. G. DUFFY, D. G. KELLY, F. A. DUFF, HARRINGTON and R. FREANEY. 1966. *Sodium diuresis after relief of obstructive uropathy.* New Engl. J. Med. 274: 1294-1298.

(46) MURPHY, G. P. and W. W. SCOTT. 1966. *The renal hemodynamic response to acute and chronic ureteral occlusion.* J. Urol. 95: 636-657.

(47) NAVAR, L. G. and P. G. BAER. 1970. *Renal autoregulatory and glomerular filtration responses to gradated ureteral obstruction.* Nephron 7: 301-316.

(48) NICOLAI, C. H. 1964. *Role of chronic pyelonephritis in production of experimental hydronephrosis.* J. Urol. 92: 347-350.

(49) Olesen, S. and P. O. MADSEN. 1968. *Renal function during experimental hydronephrosis: function during partial obstruction following controlateral nephrectomy in the dog.* J. Urol. 99: 692-699.

(50) PERSKY, L., J. P. STORAASLI and G. AUSTEN. 1955. *Mechanisms of hydronephrosis: newer investigative techniques.* J. Urol. 73: 740-746.

(51) PLATT, R. 1952. *Structural and functional adaptation in renal failure.* Br. med. J. 1: 1372-1377.

(52) PONFICK, E. 1910. *Ueber Hydronephrose.* Beitr. path. Anat. 49: 127-212.

(53) PRIDGEN, W. R., D. M. WOODHEAD and R. K. YOUNGER. 1961. *Alterationes in renal function produced by ureteral obstruction.* J. Am. med. Ass. 178: 563-564.

(54) RAO, N. R. and R. H. HEPTINSTALL. 1968. *Experimental hydronephrosis. A microangiographic study.* Invest. Urol. 6: 183-204.

(55) — 1969. *Experimental hydronephrosis. A study of the response of the glomeruli and arteries to hypertension.* Nephron 6: 598-611.

(56) RICHET, G. et R. ARDAILLOU. 1962. *Les levées d'obstacles urinaires et leurs conséquences néphrologiques.* Actualités néphrol. Hôp. Necker 263-275. Flammarion, Paris.

(57) ROBARDS, V. L. and G. ROSS. 1967. *The pathogenesis of post-obstructive diuresis.* J. Urol. 97: 105-109.

(58) RODRIGUEZ, O. S. 1960. *Experimental hydronephrosis: effect of ureteral participation.* J. Urol. 84: 704-705.

(59) SAPIRSTEIN, L. A., D. G. VIDT, M. J. MANDEL and G. HANUSEK. 1955. *Volumes of distribution and clearances of intravenously injected creatinine in dog.* Am. J. Physiol. 181: 330-336.

(60) SCHIRMER, H. K. A. 1965. *Renal metabolism in experimental hydronephrosis.* Invest. Urol. 2: 598-601.

(61) — 1967. *Urine flow and renal metabolism following prolonged complete ureteral occlusion.* J. Urol. 97: 1000-1002.

(62) — G. P. MURPHY, J. L. TAFT and W. W. SCOTT. 1966. *Renal metabolism with proximal or distal ureteral occlusion.* Surgery Gynec. Obst. 123: 539-601.

(63) — and R. E. MARSHALL. 1968. *Metabolims of atrophic renal tissue following removal of complete ureteral obstruction.* J. Urol. 100: 596-597.

(64) — and F. B. HENDRICHS. 1969. *Metabolic aspects of the counterbalance theory in hydronephrosis.* J. Urol. 101: 267-269.

(65) SCOTT, G. D. and M. D. SULLIVAN. 1912. *Experimental hydronephrosis produced by complete and incomplete ligation of the ureter.* Surgery Gynec. Obst. 15: 296-309.

(66) SHEHAN, H. L. and J. C. DAVIS. 1959. *Experimental hydronephrosis.* Arch. Path. 68: 185-225.

(67) SHELDON, A. B. 1905. *On the effect of ligature of one ureter.* J. Path. Biol. 10: 265-286.

(68) SHIMAMURA, T., J. M. KISSANE and F. GYÖRKEY. 1966. *Experimental hydronephrosis. Nephron dissection and electron microscopy of the kidney following obstruction of the ureter and in recovery from obstruction.* Lab. Invest. 15: 629-640.

(69) SHOPFNER, C. E. 1966. *Non obstructive hydronephrosis and hydroureter.* Am. J. Roentg. 98: 172-180.

(70) STEINHAUSEN, M. 1963. *Eine Methode zur Differenzierung proximaler und distaler Tubuli der Nierenrinde von Ratten in vivo und ihrer Anwendung zur Bestimmung tubulärer Strömungsgeschwindigkeit.* Pflügers Arch. ges. Physiol. 277: 23-35.

(71) STRAUSS, M. B. and L. G. WELT. 1963. *Diseases of the kidney.* Little, Brown and Co., Boston.

(72) STRONG, K. C. 1940. *Plastic studies in abnormal renal architecture. V. The parenchymal alteration in experimental hydronephrosis.* Arch. Path. 29: 77-119.

(73) SUZUKI, T. 1912. *Zur Morphologie der Nierensekretion unter physiologischen und pathologischen Bedingungen.* Gustav Fischer, Jena.

(74) SUKI, W., G. EKNOYAN, F. C. RECTOR Jr. and D. W. SELDIN. 1965. *Characterization of nephron function in acute and chronic hydronephrosis.* J. Clin. Invest. 44: 1103.

(75) TORMENE, A., R. MILLINI and O. ZANGRANDO. 1963. *The role of the lymphatic system of the kidney in the physiopathology of ureteral obstruction.* Urol. int. 16: 341-352.

(76) WIDEN, T. 1957. *Restitution of kidney function after induced urinary stasis of varying duration.* Acta. Chir. Scand. 113: 507-510.

(77) — 1958. *Renal angiography during and after unilateral ureteric occlusion.* Acta radiol., Suppl. 162: 1-103.

(78) WILLIAMS, R. D. and D. D. FANESTIL. 1967. *Na+K—ATP—ase deficit in hydronephrotic rats.*

Addendum.

(79) KAIRIS, Z. 1962. *Die Entleerungsstörungen der oberen Harnwege.* Tiré de: *Encyclopédie d'urologie*, vol. VIII: 1-92. C. E. Alken, V. W. Dix, H. M. Weyrauch, E. Wildbolz. Springer Verlag, Berlin.

Tome 79, fasc. 2, n° 24, 829-841. — Septembre 1972

Beitrag zur Kenntnis der *Anisotomini* (Col.) Klein-Asiens

von

Josef HLISNIKOVSKY
Praha

Mit 23 Textabbildungen

Agathidium (Cyphoceble) besucheti sp. n. (fig. 1—4).

Groß, flach gewölbt. Kopf pechschwarz, Clypeus und ein Längsmackel auf der Stirn rotbraun; Fühlergeißel und Beine rotgelb, Taster, Fühlerendglied und Halsschild gelbrot. Flügeldecken rotbraun; entlang der Naht mit einem von der Basis bis zur Spitze, seitlich bis fast zur Mitte reichendem pechschwarzen Mackel; entlang des Seitenrandes von den Schultern bis ins letzte Zehntel der Flügeldeckenlänge ebenfalls mit einem schwarzen Mackel.

Kopf groß, flach gewölbt, fast doppelt so breit wie lang, schmaler als das Halsschild, mit Schläfen, welche $\frac{1}{4}$ der Augenlänge erreichen und durch eine flache Sinusrille vom Scheitel getrennt sind. Sehr fein, sehr unregelmäßig, zerstreut punktiert (die Punkte stehen um 3—6 Durchmesser gegenseitig entfernt), nicht genetzt. Clypeus vorn leicht ausgerandet, gegen die Stirn durch eine schwarze, elliptische Linie getrennt. Augen von oben gesehen flach; von der Seite gesehen sind sie doppelt so lang wie breit. Fühler kurz: 1. Glied sehr dick, die Innenkante stark ausgebuchtet; 2. kurz fast kugelig; 3. keulenförmig, fast doppelt so lang wie das 2., etwas kürzer wie 4 + 5; 4. länger als breit, nach innen etwas ausgebuchtet; 5. fast so breit wie lang, nach innen spitz; 6. breiter als lang, nach innen spitz; 7. doppelt so breit wie lang, breiter wie das 6.; 8. doppelt so breit als lang, etwas breiter wie das 7.; 9. asymmetrisch, mehr als $1\frac{1}{2}$ mal so breit wie lang; 10. etwas

breiter als das 9.; Endglied schmaler als das 10., 1½ mal so lang wie breit, viel kürzer als 9 + 10.

Halsschild schmaler wie die Flügeldecken, etwa doppelt so breit wie lang; von oben gesehen etwas unterhalb der Mitte am breitesten. In der Mitte gemessen

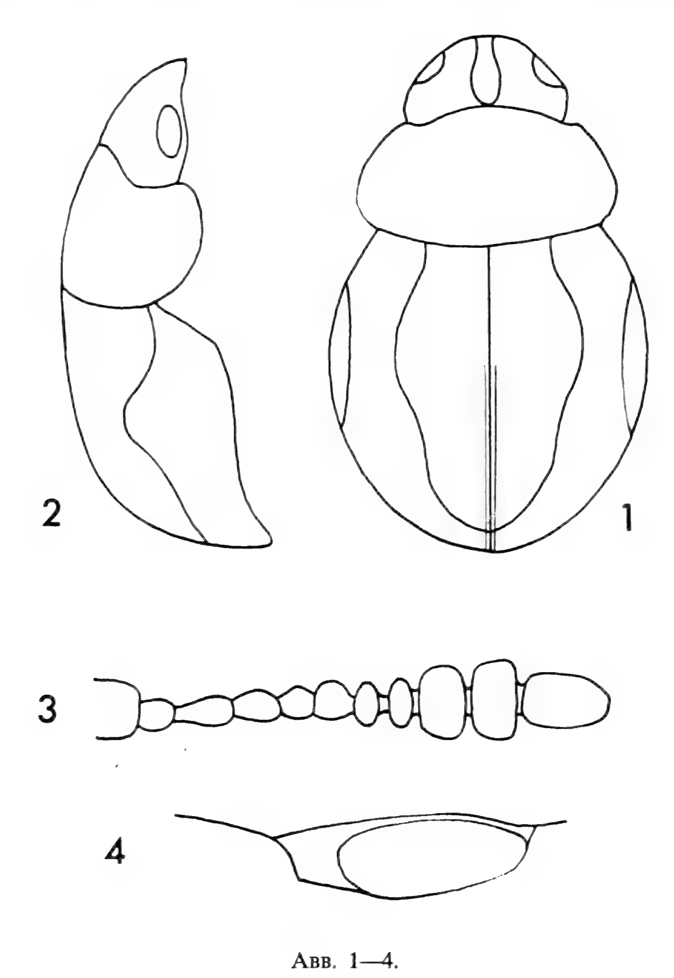


Abb. 1—4.

Agathidium (Cyphoceble) besucheti sp. n.
1. Grundriss, Holotypus; 2. Seitenriss; 3. Fühler des ♀; 4. Auge und Schläfe.

beträgt das Maßverhältnis der größten Breite zur Länge, beziehungsweise Höhe 64:33:33 Einheiten. Von der Seite gesehen ist der Vorderrand vorgezogen, die Vorderecke fast rechtwinklig abgerundet, der Seitenrand leicht gebogen, die Hinterecke stumpf, breit abgerundet. Seicht, zerstreut, fein, etwas stärker als der Kopf punktiert (die Punkte stehen um 3—5 Durchmesser gegenseitig entfernt), auf der Scheibe sind sie schütterer. Nicht genetzt.

Flügeldecken wenig gewölbt, im hinteren Viertel steil abfallend; wenig kürzer wie zusammen breit (68:73). Mit vortretendem, stumpfwinkligen Schulterwinkel. Der Nahtstreifen reicht bis etwas über die Mitte. Etwas stärker als das Halsschild: und dichter punktiert (die Punkte stehen um 1—2 Durchmesser gegenseitig entfernt), aber ohne Reihenbildung. Nicht genetzt. Flügel normal entwickelt. ♀ 5—4—4.

Länge 3,00 mm. Breite: 1,8 mm.

Verbreitung: Bolu, Emalik, alt. 950 m, Turquie, 25. V. 1967, leg. Cl. Besuchet 1 ♀ Holotypus in coll. Mus. Genève.

Die Art ist nahe verwandt mit *temporale* Sahlb., von welcher sie sich einmal durch die Färbung, die ähnlich der von *discoideum* Er. ist, einmal durch den sehr fein, zerstreut punktierten Kopf, die langen Schläfen, die länger sind wie der Durchmesser der Augen unterscheidet. Von *discoideum* Er. unterscheidet sie sich vor allem dadurch, daß jedwege Netzung fehlt. Dem erfalgreichen Forscher H. Dr. Cl. Besuchet, Genève, in Hochachtung gewidmet.

Agathidium (Neoceble) osmanicum sp. n. (fig. 5, 6)

Mittelgroß, gewölbt, eiförmig. Glänzend braunrot, Seiten-und Hinterrand des Halsschildes und ein Streifen entlang der Naht heller durchscheinend; Fühlergeißel, Taster und Beine hell rostrot, Fühlerkeule schwärzlich.

Kopf flach gewölbt, etwa $1^4/_5$ mal so breit wie lang (33:18); fein unregelmäßig zerstreut und seicht punktiert (die Punkte stehen 2—5 Durchmesser gegenseitig entfernt). Nicht genetzt. Clypeus vorne gerade, von der Stirn durch eine sehr feine Bogenlinie, die schwarz angedeutet ist, getrennt. Augen, von oben gesehen, sehr schmal. Fühler kurz, mit deutlich abgesetzter Keule: 1. Glied breit, fast doppelt so breit wie das 2.; dieses röhrenförmig, $1\frac{1}{2}$ mal so lang wie breit; 3. keulenförmig, nur wenig länger als das 2., kürzer als die zwei nächsten zusammen; 4. länger wie das 5., welches länger als breit ist; 6. so lang wie breit; 7. breiter als lang; 8. so breit als das 7., aber kürzer; 9. länger als das nächste, fast $1\frac{1}{2}$ mal so breit wie lang; 10. kürzer, aber breiter als das 9., doppelt so breit wie lang; Endglied schmaler wie das 10., kürzer als 9 + 10.

Halsschild kaum schmaler wie die Flügeldecken, doppelt so breit als lang. In der Mitte gemessen beträgt das durchschnittliche Maßverhältnis der größten Breite zur Länge, beziehungsweise Höhe 50:25:34 Einheiten. Von der Seite gesehen ist der Vorderrand in der Mitte vorgezogen, die Vorderecke nicht vorgezogen, abgerundet; der leicht gebogene, fein gerandete Seitenrand geht zügig in die breit abgerundete Hinterecke über; der Länge nach wenig gewölbt. Etwa halb so stark punktiert wie der Kopf; die Punkte auf der Scheibe seicht, zerstreut, gegen die Ränder stärker und dichter. Nicht genetzt.

Flügeldecken kürzer als zusammen breit (47:51). Ohne Nahtstreifen. Mit stark vortretender, einem Rechten sich nähernden, an der Spitze abgerundeten

Schulter. Stärker und dichter als der Kopf punktiert (die Punkte stehen um 1—2 Durchmesser gegenseitig entfernt). Polyedrisch genetzt; die Netzung ist aber nur bei bestimmter Beleuchtung sichtbar. Flügellos. Die Vorderschienen stark verbreitert; vorne beträgt das Verhältnis der Länge zur Breite 16:4 Einheiten.

Männchen: In der Mitte der Hinterbrust befindet sich ein kleines, tiefes Grübchen. Vordertarsen und 1. Mitteltarsenglied erweitert. Aedoeagus lang, röhrenförmig. An der Basis etwas eingeschnürt, dann bis ins letzte Viertel nur wenig verengt; hier abgebogen, etwas verdickt und dann keilförmig, am Ende

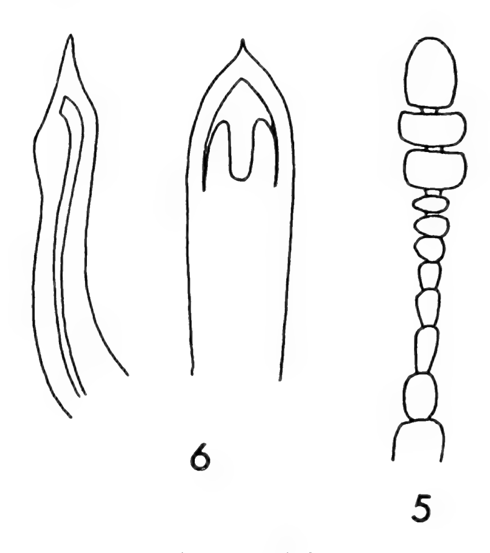


Abb. 5 und 6.

Agathidium (Neoceble) osmanicum sp. n.
5. Fühler des ♂; 6 Aedoeagus.

mit kurzer Spitze. Parameren schmal, kürzer, am Ende abgebogen und verbreitert.

Länge: 2,2—2,3 mm. Breite: 1,05—1,1 mm.

Verbreitung: Bursa, Uludağ, Turquie, alt. 1980 m, 22.VII.1969, leg. Cl. Besuchet: 1 ♂ Holotypus, 1 ♀ Paratypus in coll. Mus. Genève. Bursa, Turquie, leg. Cl. Besuchet: 1 ♂ Paratypus in coll. Mus. Genève, 2 ♂ Paratypu sin coll. Hlisnikovský.

Sehr nahe verwandt mit *marginatum* Sturm. Die Art unterscheidet sich einmal in der Mikrostruktur und zwar ist der Kopf und das Halsschild nicht genetzt, während diese bei *marginatum* St. doppelt genetzt sind; einmal durch die Bildung des 2. Fühlergliedes, durch die andere Form der Vorderschienen. Weiter ist die Art flügellos, während *marginatum* Sturm normale Flügel hat. Der Aedoeagus ist vor dem Ende im Seitenblick verdickt, mit keilförmig zugespitztem Ende.

Agathidium (Neoceble) tauricum sp. n. (fig. 7—10)

Klein, stark gewölbt, glänzend. Pechschwarz, Halsschildränder schmal braunrot durchscheinend; Fühlergeißel und das letzte Fühlerglied, Mandibeln und

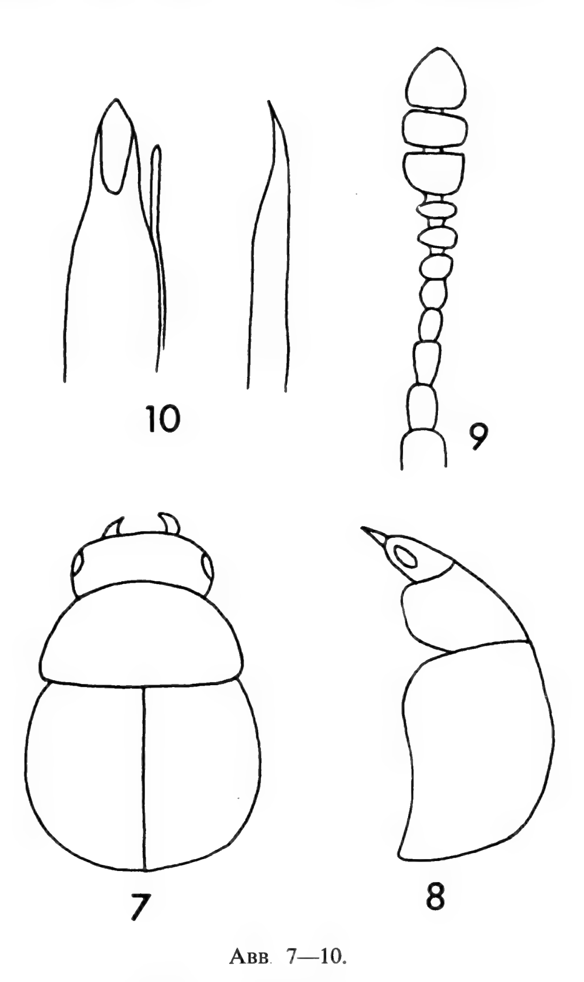


Abb. 7—10.

Agathidium (Neoceble) tauricum sp. n.
7. Grundriss des Holotypus; 8. Seitenriss; 9. Fühler des ♂; 10. Aedoeagus.

Beine rotbraun, Taster gelbrot; die zwei ersten Glieder der Keule schwärzlich.

Kopf groß, flach gewölbt, breit (die größte Breite verhält sich zur Länge wie 2:1). Doppelt punktiert: ziemlich stark und dicht (die Punkte stehen um 1—2 Durchmesser gegenseitig entfernt), weiter mikroskopisch fein, dicht (die Punkte stehen um einen Durchmesser gegenseitig entfernt); zwischen je zwei stärkeren

Punkten stehen 5—8 mikroskopisch feine. Clypeus vorne gerade, ohne Stirnlinie. Augen flach, aus der seitlichen Kopfwölbung nicht vortretend. Fühler kurz: 1. Glied dick, röhrenförmig, doppelt so lang wie breit; 2. um die Hälfte schmaler als das 1., länger als breit; 3. kurz keulenförmig, um ein Drittel länger als das 2., kürzer als 4 + 5, welche länger als breit sind; 6. breiter als lang, mit nach innen gerichteter Spitze an der Seite; 7. nur wenig breiter als das 6., aber kürzer; 8. asymmetrisch, kürzer als das 7., schmaler als das 9.; dieses asymmetrisch, um die Hälfte breiuter als lang; 10. kürzer als das 9. fast doppelt so breitals lan:g Endglied kurz, nr 1¼ mal so lang wie breit, schmaler als das 10.

Halsschild schmaler als die Flügeldecken, fast doppelt so breit als lang. In der Mitte gemessen beträgt die größte Breite zur Länge beziehungsweise Höhe im durchschnittlichen Maßverhältnis etwa 45:24:38 Einheiten. Von der Seite gesehen ist der Vorderrand in der Mitte etwas vorgezogen, die abgerundete Vorderecke nicht vorgezogen, der fein gerandete Seitenrand fast gerade, die Hinterecke breit abgerundet. Sehr fein, zerstreut punktiert (die Punkte um 2—3 Durchmesser gegenseitig entfernt), dazwischen hautartig genetzt.

Flügeldecken kahl, breit oval, leicht gewölbt. Kürzer als zusammen breit. Die Schultern treten stumpf hervor, an der Spitze abgerundet. Die Seiten fein gerandet. Ohne Nahtstreifen. Seicht, zerstreut, aber viel stärker als das Halsschild punktiert (die Punkte stehen gegenseitig um 2—4 Durchmesser entfernt); mikroskopisch fein, hautartig genetzt und mikroskopisch fein, zerstreut punktiert. Flügellos. Schienen schmal. ♂ 5—5—4.

Männchen: Vordertarsenglied 1—3 leicht erweitert, auf der Unterseite mit feinen Borsten schwammartig besetzt. Metasternum in der Mitte mit tiefem Grübchen. Der linke Oberkiefer ist etwas stärker und verlängert. Aedoeagus kurz, an der Basis abgebogen, dann abgeflacht und gerade, gegen die Spitze zu verengt, am Ende zugespitzt, die Spitze selbst leicht nach außen abgebogen. Parameren kürzer, sie reichen nur bis zur Hälfte der ovalen Ausstülpöffnung.

Länge: 1,95 mm. Breite: 1,3 mm.

Verbreitung: Kali Dag, Orta Toroslar, alt. 2000 m, 16.V.1929 leg. Weirather: 1 ♂ Holotypus in coll. Hlisnikovský.

Nahe verwandt mit *graecum* Hlisn. Durch die doppelte Punktierung des Kopfes, die Flügeldecken, welche kürzer als zusammen breit sind und ihre Mikroskulptur, leicht zu unterscheiden, wobei *graecum* Hlisn. normal entwickelte Flügel hat.

Agathidiums (s.tr.) **tibiellum** sp. n. (fig. 11—14)

Mittelgroß, gewölbt, kurz eiförmig. Rotbraun, Taster gelbrot.

Kopf groß, flach gewölbt, ohne Eindrücke; doppelt so breit wie lang, nur um ein Drittel schmaler als das Halsschild. Äußerst fein, seicht, zerstreut punktiert und mikroskopisch fein, hautartig genetzt. Clypeus vorne ausgebuchtet, ohne

Stirnlinie, am Rande mit kurzen, schwarzen Längstupfen. Augen schräg gestellt, aus der seitlichen Kopfwölbung besonders hinten vortretend. Ohne Schläfen.

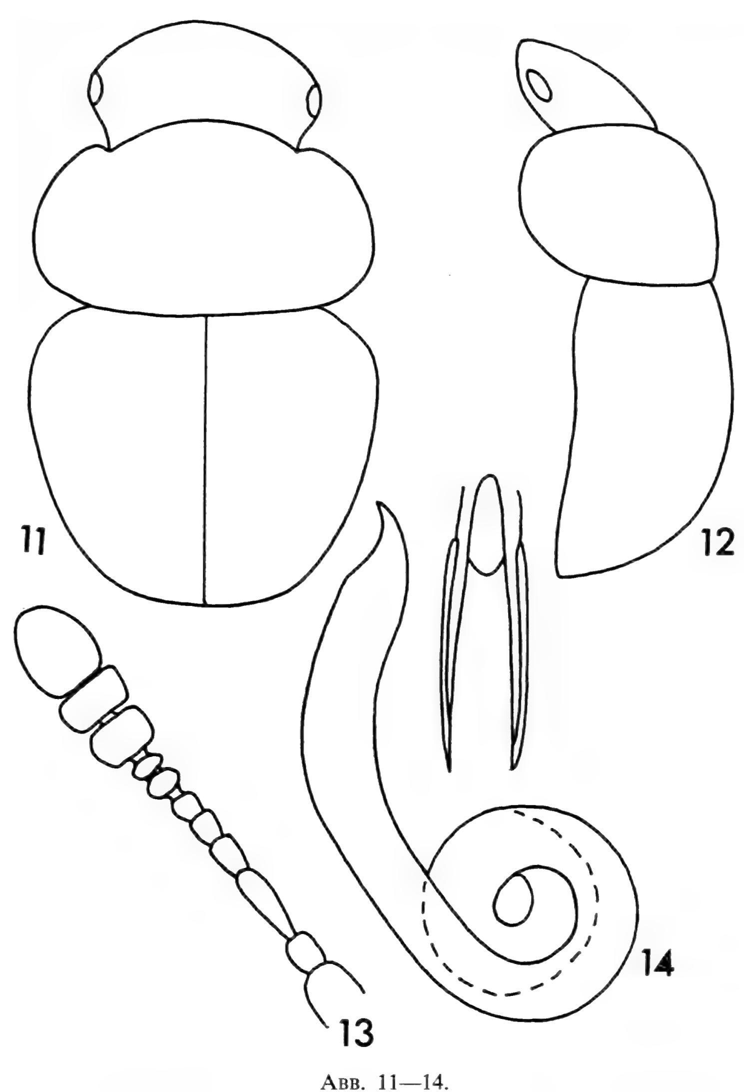


ABB. 11—14.

Agathidium (s. str.) *tibiellum* sp. n.
11. Grundriss des ♂; 12. Seitenriss; 13. Fühler des ♂; 14. Aedoeagus.

Fühler kurz, einfarbig rotbraun: 1. Glied dick, röhrenförmig; 2. halb so dick wie das 1., länger als breit, kaum halb so lang wie das 3., welches lang, keulenförmig, fast so lang wie 4 + 5 + 6 ist; 4. um die Hälfte länger als breit; 5. länger als breit; 6. so breit wie lang; 7. und 8. fast gleich lang, breiter als lang; Keule abgeflacht:

9. um die Hälfte breiter wie lang; 10. breiter wie das 9., aber kürzer, doppelt so breit wie lang; Endglied lang, eichelförmig, so lang wie 9 + 10 und so breit wie das 10.

Halsschild etwas gewölbt, mehr als 1½ mal so breit wie lang. In der Mittellinie gemessen beträgt das durchschnittliche Maßverhältnis der größten Breite zur Länge beziehungsweise Höhe 63:39:35 Einheiten. Von oben gesehen liegt die größte Breite etwas unterhalb der Mitte. Von der Seite gesehen, ist der schmal schwärzlich gesäumte Vorderrand in der Mitte kaum vorgezogen, die Vorderecke breit abgerundet, der fein gerandete Seitenrand fast gerade, die Hinterecke breit abgerundet. Mikroskopisch fein punktiert und genetzt.

Flügeldecken glänzend, eiförmig, etwa um ein Drittel kürzer als zusammen breit (56:72). Die Schultern sind flach abgerundet. Ohne Nahtstreifen. Doppelt punktiert: einmal seicht, zerstreut, fein (die Punkte stehen um 5—7 Durchmesser gegenseitig entfernt), einmal mikroskopisch fein, zerstreut. Hautartig genetzt. Flügellos. Schienen sehr stark verbreitert, abgeflacht; bei den Hinterschienen beträgt die Länge zur größten Breite 40:10.

Männchen: In der Mitte der Hinterbrust liegt ein flaches Grübchen. Vordertarsen und das 1. Mitteltarsenglied erweitertA. edoeagus lang, mit geschlungenem Präputialsack; röhrenförmig, im ersten Drittel abgebogen, weiter allmählich verengt. Am Ende daumenartig, nach außen abgebogen, mit elliptischer Spitze. Ausstülpöffnung elliptisch. Parameren lang, schmal, bis zur Ausstülpöffnung reichend, mit langem Borstenhaar.

Länge: 2,4—2,7 mm. Breite: 1,28—1,35 mm.

Verbreitung: Rize, Yol Üstu, Turquie, 15.V.1967, leg. Cl. Besuchet: 1 ♂ Holotypus in coll. Mus. Genève, 1 ♂ Paratypus in coll. Hlisnikovský. Tokat-Almus, Turquie, alt. 1200 m, 21.V.1967, leg. Cl. Besuchet: 2 ♂, 4 ♀, Paratypen in coll. Mus. Genève, 2 ♂ Paratypen in coll. Hlisnikovský. Artvin, col. Borça Hopa, alt. 650 m, 14.V.1967, leg. Cl. Besuchet: 1 ♀ Paratypus in coll. Mus. Genève; alt. 700 m, 1 ♀ Paratypus in coll. Hlisnikovský. Artvin Findikli, Turquie, 14.V.1967 leg. Cl. Besuchet: 1 ♀ Paratypus in coll. Mus. Genève. Trabazan Vakfikebr, Turquie, 16.V.1967, leg. Cl. Besuchet: 1 ♀ Paratypus in coll. Mus. Genève. Jomra, Turquie, 17.V.1967, leg. Cl. Besuchet: 1 ♀ Paratypus in coll. Mus. Genève, 1 ♀ Paratypus in coll. Hlisnikovský. Bafra Samsun, Turquie, 19.V.1967, leg. Cl. Besuchet: 1 ♂ Paratypus in coll. Mus. Genève.

Die Art ist sehr nahe verwandt mit *lederi* Rtt. unterscheidet sich aber durch die andere Punktierung der ganzen Oberseite; so ist das Halsschild mikroskopisch fein, die Flügeldecken doppelt punktiert und zwar einmal seicht, zerstreut, einmal mikroskopisch fein. Die Schienen sind bei *lederi* Rtt. normal, bei der neuen Art dagegen stark verbreitert; auch der Aedoeagus hat das Ende und die Ausstülpöffnung ganz anders geformt. Beide haben keine Flügel.

Agathidium (s. str.) **denticulatum** sp. n. (fig. 15—19)

Breit eiförmig, glänzend. Pechschwarz, Fühlergeißel und Beine rotbraun; Fühlerkeule schwärzlich, letztes Glied gelbrot.

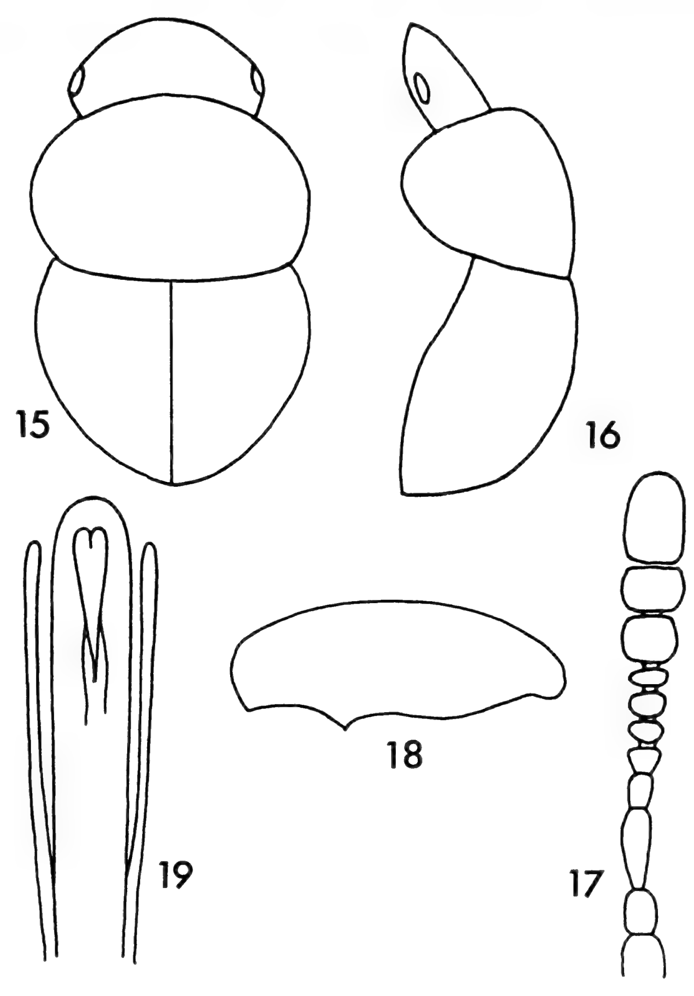


ABB. 15—19.

Agathidium (s. str.) *denticulatum* sp. n.
15. Grundriss des ♂; 16. Seitenriss; 17. Fühler des ♂;
18. Hinterschenkel des ♂; 19. Aedoeagus.

Kopf groß, flach gewölbt, mehr wie doppelt so breit wie lang, etwa um die Hälfte schmaler als das Halsschild. Doppelt punktiert: sehr fein und zerstreut (Punkte stehen um 3—4 Durchmesser gegenseitig entfernt), weiter mikroskopisch

fein. Hautartig genetzt. Die Mikrostruktur gegen die Seiten zu stärker. Clypeus rötlich, vorne nur wenig eingebuchtet, gerade, ohne Stirnlinie. Augen etwas schief gestellt, sehr schmal. Fühler ziemlich lang: 1. Glied dick, röhrenförmig; 2. um ein Drittel schmaler als das 1., um die Hälfte länger als breit, halb so lang als das nächste; 3. keulenförmig, lang, länger als 4 + 5; 4. länger als breit; 5. so lang als breit; 6—8 breiter als lang; 9. länger aber schmaler als das 10., etwas breiter als lang; 10. asymmetrisch, quer; Endglied lang, eichelförmig, so breit wie das 10., fast so lang wie 9 + 10.

Halsschild sehr breit, gewölbt, breiter als die Flügeldecken, 1½ mal so breit wie lang, wobei von oben gesehen die größte Breite etwa in der Mitte liegt. In der Mittellinie gemessen beträgt das durchschnittliche Maßverhältnis der größten Breite zur Länge beziehungsweise Höhe 54:36:37 Einheiten. Von der Seite gesehen ist der Vorderrand etwas vorgezogen, die Vorderecke abgerundet, der fein abgesetzte Seitenrand geht zügig in die so breit abgerundete Hinterecke über, daß diese kaum bestimmt werden kann. Ziemlich fein, aber deutlich eingestochen punktiert (die Punkte stehen um 1—2 Durchmesser gegenseitig entfernt), äußerst fein, mikroskopisch, hautartig genetzt.

Flügeldecken ziemlich gewölbt, um ein Drittel kürzer als zusammen breit. Schultern flach gerundet. Nahtstreifen fehlt. Die Punkte sind groß, seicht (gegenseitig um einen Durchmesser entfernt). Hautartig genetzt. Schienen ziemlich stark verbreitert; Hinterschienen ⅓ so breit wie lang. Flügellos. ♂ 5—5—4, ♀ 5—4—4.

Männchen: Hinterbrust mit einem kleinen Grübchen in der Mitte. Vordertarsen und 1. Mitteltarsenglied erweitert. Hinterschenkel am zweiten Längendrittel mit einem kurzen Zahn. Aedoeagus lang, im ersten Drittel abgebogen, nach vorne kaum verengt, Ende abgestumpft; die Ausstülpöffnung spitzbogenförmig. Parameren lang, schmal, an der Spitze nicht verdickt.

Länge: 2—2,2 mm. Breite:

Verbreitung: Osmaniye-Zorhun, Antakya, Turquie, alt. 500 m, 7.V.1967, leg. Cl. Besuchet: 1 ♂ Holotypus in coll. Mus. Genève, 1 ♀ Paratypus in coll. Hlisnikovský; alt. 800 m, 1 ♂ Paratypus in coll. Hlisnikovský; alt. 1600 m, 1 ♀ Paratypus in coll. Mus. Genève. Takir, Adana, Turquie, alt. 1200 m, 4.V.1967, leg. Cl. Besuchet: 1 ♂ Paratypus in coll. Mus. Genève, 1 ♂ Paratypus in coll. Hlisnikovský. Karatepe, Adana, Turquie, 3.V.1967, leg. Cl. Besuchet: 2 ♀ Paratypus in coll. Mus. Genève. N. Kozan, Adana, Turquie, 5.V.1967, leg. Cl. Besuchet: 1 ♀ Paratypus in coll. Mus. Genève.

Die Art ist nahe verwandt mit *laevigatum* Er., von welchem sie sich leicht durch den sehr breiten Kopf, das lange 3. Fühlerglied, welches doppelt so lang wie das 2. und deutlich länger wie 4 + 5 ist, unterscheidet. Weiter ist die Mikroskulptur anders. Das Männchen hat einen Zahn am Hinterschenkel und ganz andere Aedoeagusbildung. Außerdem ist die Art flügellos.

Agathidium (s. str.) **capitatum** sp. n. (fig. 20—23)

Breit eiförmig, gewölbt, stark glänzend. Rotbraun; Fühler, Taster und Tarsen rötlichgelb.

Kopf gewölbt, sehr breit, fast 2½ mal so breit wie lang. Doppelt punktiert: einmal fein, seicht zerstreut (die Punkte stehen um 2—3 Durchmesser gegenseitig

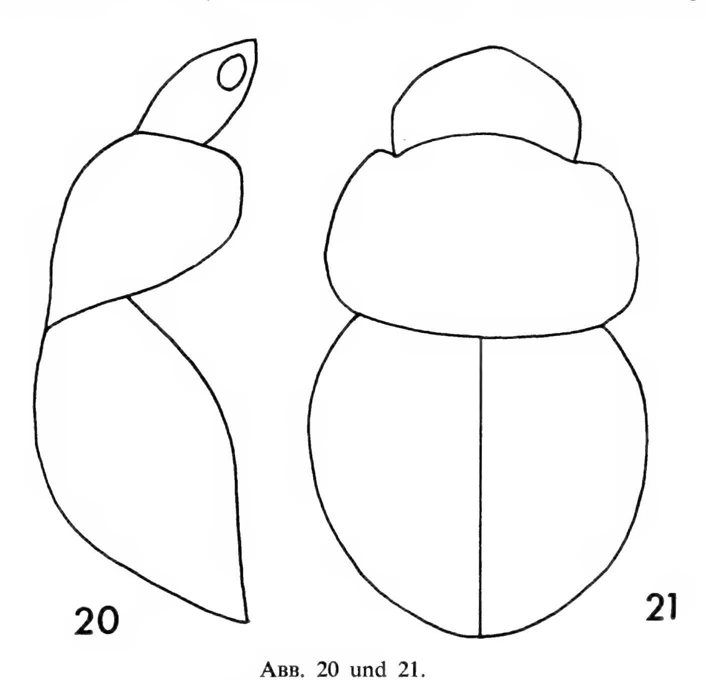


Abb. 20 und 21.

Agathidium (s. str.) *capitatum* sp. n.
20. Seitenriss des ♂; 21. Grundriss des Holotypus.

entfernt), einmal mikroskopisch fein. Hautartig genetzt. Clypeus vorne etwas erhoben, dadurch ausgebuchtet; gegen die Stirn mit schwarzer Rechteckzeichnung, die bei sehr starker Vergrößerung eine feine Stirnlinie zeigt. Augen von oben gesehen schmal, schräg. Ohne Schläfen. Fühler lang, die Keule wenig abgeflacht: 1. Glied dick, röhrenförmig; 2. halb so stark wie das 1., doppelt so lang wie breit, so lang wie das 3., welches kurz keulenförmig, aber kürzer als 4 + 5 ist; 4. und 5. wenig in der Länge verschieden; 6. fast 1½ mal so lang wie breit; 7. lang, becherförmig, so lang als das 4.; 8. leicht quer; 9. lang, fast 1¼ mal länger als breit, etwas schmaler als das 10., welches deutlich länger als breit ist; Endglied lang, eichelförmig, um ein Drittel kürzer wie 9 + 10.

Halsschild gewölbt, schmaler wie die Flügeldecken, mehr wie 1½ mal so breit wie lang; von oben gesehen liegt die größte Breite vor der Mitte. In der

Mittellinie gemessen beträgt das durchschnittliche Maßverhältnis der größten Breite zur Länge beziehungsweise Höhe 62:39:48 Einheiten. Doppelt punktiert: einmal sehr seicht, zerstreut, viel feiner wie der Kopf; einmal mikroskopisch fein, gegen die Seiten deutlicher. Hautartig genetzt. Von der Seite gesehen ist der

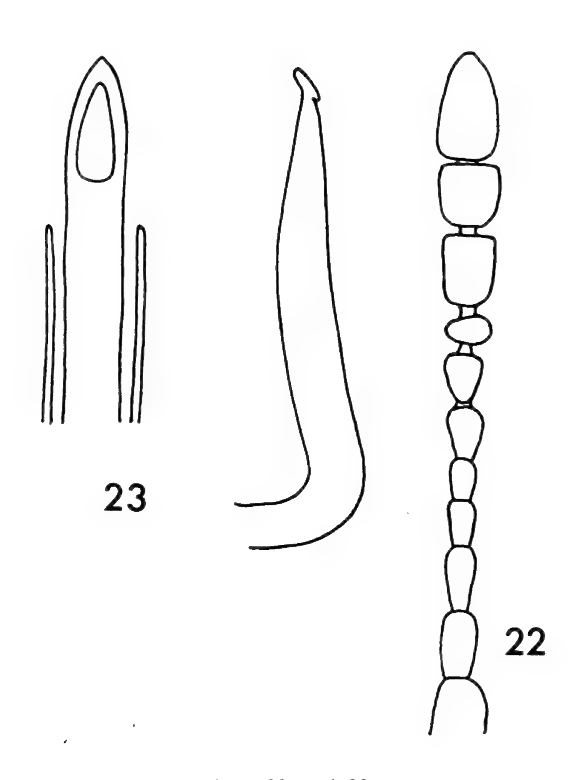


Abb. 22 und 23.

Agathidium (s. str.) *capitatum* sp. n.
22. Fühler des ♂; 23. Aedoeagus.

Vorderrand etwas vorgezogen, die Vorderecke abgerundet, der fein gerandete Seitenrand fast gerade; die Hinterecke breit abgerundet.

Flügeldecken kürzer als zusammen breit (53:65). Schultern flach abgerundet. Ohne Nahtstreifen. Die Punkte sind seicht, fast grübchenartig, außerdem mit Mikropunkten. Hautartig genetzt. Flügellos.

Männchen: Vordertarsen sehr stark verbreitert, breiter wie das Vorderschienenende; 1. Mitteltarsenglied erweitert. Hinterbrust mit einem flachen Grübchen. Aedoeagus an der Basis kegelstumpfförmig, dann röhrenförmig; am ersten Längsviertel um 90° abgebogen, dann abgeflacht und leicht gebogen, gegen das Ende allmählich verjüngt und mit pilzkopfförmiger Spitze. Die Ausstül-

pöffnung unterhalb des Endes. Parameren ähnlich wie der Penis gebogen, schmal gegen das Ende abgeflacht, kaum bis zum letzten Viertel reichend.

Länge: 2,4—2,6 mm. Breite: 1,45—1,55 mm.

Verbreitung: Ordu, S. Tekkiraz, Turquie, alt. 700 m, 18.V.1967, leg. Cl. Besuchet: 1 ♂ Holotypus in coll. Mus. Genève. Env. Ordu, Turquie, 17.V.1967, 1 ♀ Paratypus in coll. Hlisnikovský. Trabazun, Jomra, Turquie, 15.V.1967, leg. Cl. Besuchet: 1 ♀ Paratypus in coll. Mus. Genève. Artvin, col. Borcka-Hopa, Turquie, alt. 700 m, 14.V.1967, leg. Cl. Besuchet 1 ♀ Paratypus in coll. Hlisnikovsky. Im System zwischen *filicorne* Rtt. und *mequignoni* Roubal, aber viel kleiner als beide. Von *filicorne* Rtt. durch schmaleren Halsschild und kürzere Flügeldecken und andere Struktur, von *mequignoni* Roub. durch den sehr fein punktierten Kopf, der außerdem nach mikroskopisch fein punktiert ist und die andere Struktur der Flügeldecken verschieden.

Tome 79, fasc. 2, n° 25: 843-860 — Septembre 1972

Ein Verrechnungsmechanismus beim Formensehen der Biene *(Apis mellifera)*

von

Rüdiger WEHNER und **Jürg OTT**
Zoologisches Institut der Universität Zürich und Department of Biostatistics, University of Washington, Seattle

Mit 3 Abbildungen und 2 Tabellen

EINLEITUNG

Das Studium der Datenverarbeitung in visuellen Systemen wendet sich in jüngster Zeit verstärkt der Frage zu, welche Reizparameter bei Insekten in den Mustererkennungsprozess eingehen. Anhand eines speziellen Mustertyps — auf horizontaler Ebene gebotene flächengleiche Sternmuster — hat SCHNETTER (1968) in der relativen Konturlängendifferenz zweier Muster ein quantitatives, vom visuellen System der Biene verwertetes Unterscheidungskriterium definiert. Allerdings konnte SCHNETTER selbst bei Verwendung flächengleicher Muster die Unterscheidungshäufigkeiten nicht aller Kombinationen von Sechs- und Vierstrahlsternen in sein anhand der relativen Konturlängendifferenz aufgestelltes Schema einordnen. CRUSE (in Vorb.) hat dann unter gleichzeitiger Berücksichtigung des Flächenparameters einen umfassenderen Verrechnungsmechanismus postuliert, der seine eigenen und die SCHNETTERschen Versuchsergebnisse ebenso wie die auf vertikaler Musterebene gewonnenen Resultate WEHNERS (1970) zu beschreiben erlaubt.

Alle diese Modellvorstellungen, die bisher freilich nur bei einer sehr beschränkten Anzahl von Mustern geprüft werden konnten, gehen von der Annahme aus, dass das visuelle System der Insekten funktionell einem isotropen System entspricht, die Datenverarbeitungsprozesse sich also invariant gegenüber der Sehfeldposition verhalten. Bisher lassen jedoch nur wenige und isolierte experi-

mentelle Befunde eine erste Aussage darüber zu, ob diese Annahme der Isotropie des visuellen System zu Recht besteht (MALDONADO und BARROS-PITA, 1970; MEYER, 1971; WEHNER, 1971*b*; REICHARDT, mündl. Mitt.). Wenn sich auch die mit Hilfe optomotorischer Versuche ermittelten Leistungen des Bewegungssehens mit einer solchen Hypothese in Einklang bringen lassen (HASSENSTEIN, 1958; GÖTZ, 1964; vgl. jedoch KUNZE, 1963), so spricht bis heute nichts dafür, dass die Prämisse der Isotropie dadurch auch für Mechanismen des Formensehens wahrscheinlicher wird.

Blieben bei allen bisherigen Versuchen zum Formensehen der Bienen die Sehfeldpositionen der Muster unberücksichtigt, so dass die getesteten Musterparameter als der Raumlage gegenüber invariant erlernt werden mussten, soll nun unter Anwendung einer neuen Musteranordnung (WEHNER und LINDAUER, 1966; WEHNER, 1968) gerade die Bedeutung der Sehfeldposition geprüft werden. Zu diesem Zweck wählten wir als einzige Variable der im folgenden getesteten Muster die Raumlage von Schwarz- und Weissflächen im Sehfeld.

METHODE

Auf einer vertikalen Musterebene werden den Bienen (*Apis mellifera mellifera*) in einer UV-permeablen Plexiglas-Galerie in definiertem Abstand vom Entscheidungspunkt Schwarz-Weiss-Kreisscheiben geboten, deren Kontrastlinien durch Rotation der Scheiben in 5°-Intervallen in frei wählbare Raumrichtungen eingestellt werden können (Abb. 1; nähere Beschreibung der Apparatur bei WEHNER, 1968). Die Unterscheidungshäufigkeiten zwischen zwei verschiedenen Raumrichtungen α der Kontrastlinie lassen sich nach Dressur auf eine bestimmte Richtung α_+ mit Hilfe dieser Methode in standardisierten Zweifachdiskriminationstests ermitteln. Nach Erstellung einer Lernkurve (mindestens 60 Lernakte)

ABB. 1.

Apparatur. In einer Plexiglas-Galerie sind 3 Musterscheiben nebeneinander angeordnet (Mitte: Dressurposition; links und rechts: Testpositionen). Der experimentell frei wählbare Abstand zwischen dem Entscheidungspunkt (EP) der Bienen an der Mündung des Einflugkanals (EK) und der Musterscheibe (MS) ermöglicht es, eine definierte Sehfeldgrösse des Musters einzustellen. Durch den Einflugkanal gelangen die Bienen bei der Dressur in einen hinter der vertikalen Frontplatte (FP) gelegenen lichtdichten Plexiglaskasten mit der Zuckerwasser-Saugvorrichtung. Die Abstände zwischen den Ebenen 1 (EP) und 2 (MS) sowie 2 und 3 (FP) betragen jeweils 50 mm.

a. Aluminium-Drehapparatur (DA), deren hintere Scheibe S1 justiert auf dem Einlaufkanal befestigt ist, deren vordere Scheibe S2 in 5°-Intervallen einrastbar gegenüber S1 rotiert werden kann und die Musterscheibe (MS) trägt. b. Montierte Musterscheibe (Schwarz-Weiss-Kreisscheibe in der Position $\alpha = 315°$; zur Definition der Winkelstellungen siehe S. 846). c. Montierte Musterscheibe mit schwarzem Einzelstreifen ($\alpha = 45°$); daneben eine weisse Kontrollscheibe, die während der Dressur in den beiden seitlichen Positionen geboten wird.

FP
DA
EP
EK
S1
S2
MS
1
2
3

Abb. 1.

werden dabei jeweils Gruppen von 15 ± 2 individuell markierten Testbienen einer Versuchsserie mit variierender Winkelstellung α_t des Vergleichsmusters ausgesetzt. Kontrollversuche mit einzeln geprüften Bienen erbrachten gegenüber den hier gruppenhaft getesteten Bienen keine signifikanten Wahlhäufigkeitsunterschiede (WEHNER, 1972).

Bei allen hier mitgeteilten Versuchen beträgt $\alpha_+ = 45°$, d.h. wird auf eine Schwarz-Weiss-Kreisscheibe dressiert, bei der die rechts-unten liegende Hälfte schwarz, die andere weiss ist. Die Winkelstellung wird dabei stets so definiert, dass sie die Richtung desjenigen Radius' angibt, bei dem — vom Zentrum aus gesehen — die schwarze Fläche rechts liegt. Die Dressurscheibe mit invertiertem Kontrast (links-oben schwarz, rechts-unten weiss) lässt sich daher mit $\alpha_+ = 135°$ kennzeichnen ($0° =$ horizontal). Die Differenz der im Diskriminationstest gebotenen Dressur- und Testwinkelstellungen wird im folgenden $\Delta\alpha = |\alpha_+ - \alpha_t|$ genannt.

Ausgehend von dem Befund, dass vom visuellen System der Biene Kontraständerungen im unteren frontalen Sehfeld stärker als im oberen frontalen Sehfeld registriert werden (WEHNER, 1972), ist für alle $\alpha \neq 0°$ und $180°$ zu erwarten, dass Drehungen der Testscheibe im Zeiger- und Gegenzeigersinn ($-\Delta\alpha$ bzw. $+\Delta\alpha$) zu unterschiedlichen Wahlhäufigkeiten für α_t führen. Über eine doppelte Varianzanalyse (S. 848) soll im folgenden diese Hypothese anhand der experimentellen Befunde geprüft und damit gleichzeitig ein Verrechnungsmechanismus für die beteiligten Mustererkennungsprozesse entwickelt werden.

ERGEBNISSE

Die Transformationen, die ein um $\Delta\alpha$ rotiertes Testmuster gegenüber dem Dressurmuster erfährt, bestehen in gegensinnigen Kontraständerungen in Sehfeldbereichen, die sich um 180° gegenüberliegen. Der Effekt dieser Reizänderungen wird in Serie 1 untersucht. Beträgt z.B. $\Delta\alpha = -20°$, wird der während der Dressur schwarze Sektor 25°—45° beim Testmuster weiss (positive Kontraständerung, $+\Delta I$) und der zuvor weisse Sektor 135°—155° schwarz (negative Kontraständerung, $-\Delta I$). Da beide Reizänderungen auch isoliert geprüft werden können (Serien 2 und 3), eröffnet sich die Möglichkeit, die Ergebnisse der Serie 1 anhand derjenigen von Serien 2 und 3 zu interpretieren.

I. Wahlhäufigkeiten und Reizwerte der Muster

Bei der gewählten Dressur-Winkelstellung $\alpha_+ = 45°$ führen Winkeländerungen $\Delta\alpha$ zu unterschiedlichen Wahlhäufigkeiten (Wahltendenzen WT) des Testmusters gegenüber dem Dressurmuster, wenn die Änderungen im Zeiger- ($-\Delta\alpha$) oder Gegenzeigersinn ($+\Delta\alpha$) erfolgen. Wie Abbildung 2 zeigt, gilt diese

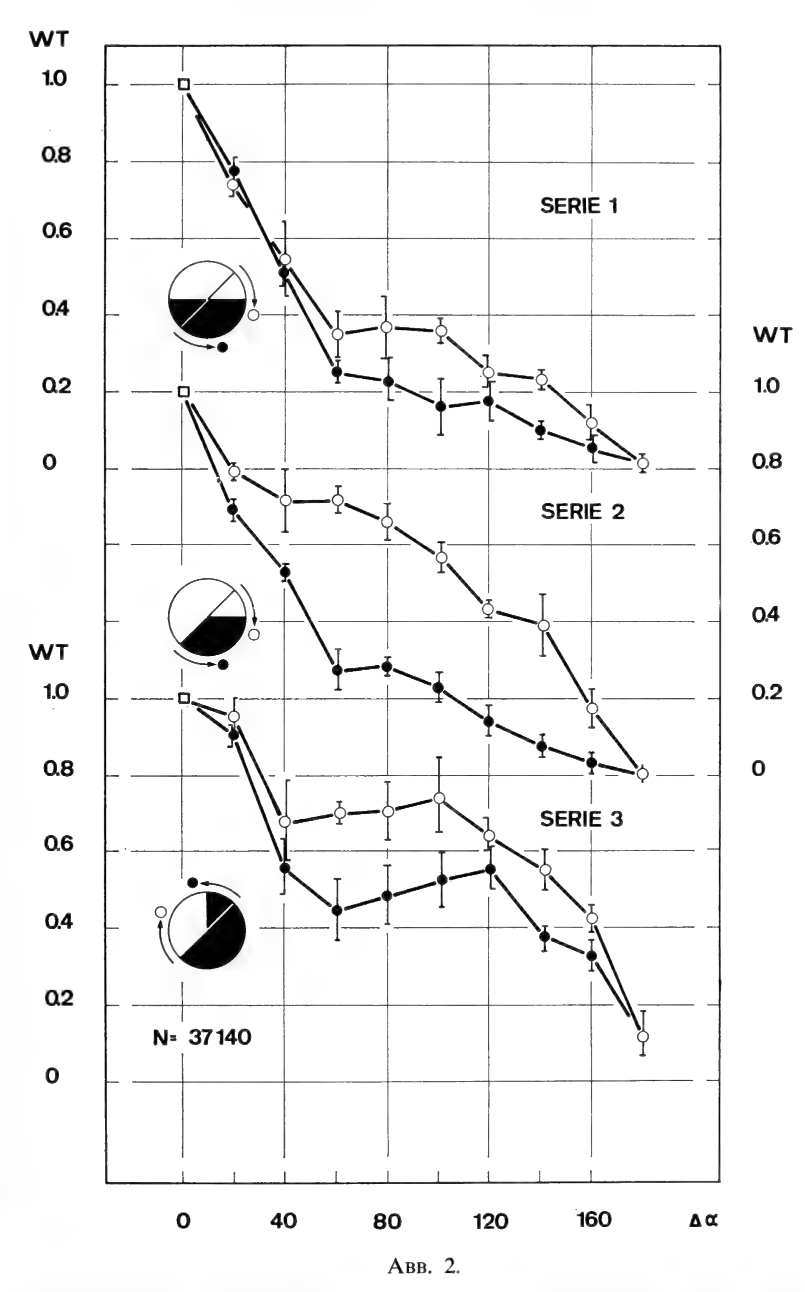


ABB. 2.

Wahlhäufigkeiten (Wahltendenzen WT) für rotierte Kreisscheiben (Serie 1) sowie Kreisscheiben mit isolierten positiven (+ΔI, Serie 2) und negativen Kontraständerungen (−ΔI, Serie 3). Die Mittelwerte mit den zugehörigen Standardfehlern der Mittelwerte sind angegeben. $\Delta\alpha$ = Winkeldifferenz zwischen Dressurmuster ($\alpha_{+} = 45°$) und Testmuster; r = Radius der Musterscheibe in Sehwinkelgraden, r = 65°; —Δα = Drehung im Zeigersinn (○); +Δα = Drehung im Gegenzeigersinn (●). Zur Berechnung der Wahltendenzen siehe S. 848.

Asymmetrie der Unterscheidungshäufigkeiten für Rotationen der Schwarz-Weiss-Scheibe (Serie 1) sowie positive (Serie 2) und negative Kontraständerungen (Serie 3) innerhalb der Dressurscheibe.

Bei der weiteren Analyse soll nicht mit Unterscheidungshäufigkeiten zwischen Test- und Dressurmuster, sondern mit den daraus abgeleiteten Reizwerten ST der Testmuster operiert werden. Diese Reizwerte lassen sich aus den Wahlhäufigkeiten für das Testmuster WT = $2n\,(\alpha_+) / n\,(\alpha_+) + n\,(\alpha_t)$, die in Abbildung 2 aufgetragen sind, mit Hilfe einer Neutralwahl- und einer Probit-Tranformation berechnen. Da bei maximaler Reizdifferenz ($\Delta\alpha = 180°$) mittlere Wahlhäufigkeiten von WT = 0,98—0,99 für α_+ erreicht werden, fällt der Anteil der Neutralwahlen kaum ins Gewicht. Der Probitwert einer weissen Kreisscheibe ($+\Delta$I, $\Delta\alpha = 180°$; PR = 2.67) wird als Nullpunkt der Reizwertsskala angesetzt, so dass sich der Reizwert eines beliebigen Musters als die Differenz zwischen seinem Probitwert und 2.67 ergibt. Nach Normierung auf den Reizwert des Dressurmusters ST $(\alpha_+) = 1.0$ sind diese Werte in Tabelle 1 den einzelnen Wahlhäufigkeitswerten beigefügt.

Die unterschiedlichen Wahlhäufigkeiten bei Drehung im Zeiger- und Gegenzeigersinn gilt es zunächst einer statistischen Analyse zu unterziehen. Zu diesem Zweck werden die Wahltendenzen der standardisierten Einzeltests (8-Minuten-Tests, 8-maliger Positionswechsel zwischen Dressur- und Testmuster) als experimentelle Einheiten betrachtet, wozu die strenge Standardisierung des Tests berechtigt. Der Prüfung des Unterschiedes zwischen den Wahlhäufigkeiten beider Drehrichtungen gilt dann für jede der Serien 1, 2 und 3 eine doppelte Varianzanalyse; denn jeder Test mit einem bestimmten Muster ist durch zwei Merkmale charakterisiert: durch den Winkel $\Delta\alpha$ zwischen Dressur- und Testscheibe (8 Stufen) und die Drehrichtung $\pm\Delta\alpha$ der Testscheibe (2 Stufen). Die Ergebnisse lassen sich daher für jedes verwendete Muster in einer 2 × 8 Felder-Tafel darstellen (16 Zellen) mit 2—6 (durchschnittlich 3) Replikationen (Tests) pro Zelle. In jedem Versuch wird die Gesamtzahl aller Anflüge von 15 Bienen registriert und daraus eine Wahltendenz WT nach folgendem Schema berechnet:

mit $n\,(\alpha_+)$ = Anzahl Absetzer auf der Dressurscheibe
$n\,(\alpha_t)$ = Anzahl Absetzer auf der Testscheibe
$m\,(\alpha_+)$ = Anzahl Tipper auf der Dressurscheibe
$m\,(\alpha_t)$ = Anzahl Tipper auf der Testscheibe
und $a = n\,(\alpha_+) + m\,(\alpha_+) / 2$
$b = n\,(\alpha_t) + m\,(\alpha_t) / 2$
wird $\mathrm{WT} = 2b / (a+b)$.

WT nimmt Werte zwischen 0 und 1 an, ist aber natürlich nicht binomial verteilt (die Beobachtungen, aus denen ein WT-Wert berechnet wird, sind nicht voneinander unabhängig).

WT = 1, wenn $n(\alpha_+) = n(\alpha_t)$ und $m(\alpha_+) = m(\alpha_t)$,
WT = 0, wenn $n(\alpha_t) + m(\alpha_t) = 0$.

Für die Auswertung wird vorausgesetzt, dass die WT-Werte erstens voneinander unabhängig und zweitens normal verteilt sind. Obwohl die erste Voraussetzung statistisch nicht haltbar ist, weil in allen Versuchen für jeweils eine Drehrichtung die gleichen 15 Bienen verwendet werden, hat sich in Kontrollversuchen gezeigt, dass sich die Annahme praktisch durchaus vertreten lässt. Die zweite Voraussetzung ist im statistischen Test nicht zu widerlegen: für jede Zelle mit 5 oder 6 WT-Werten (Replikationen) wurde auf Normalität getestet (SHAPIRO und WILK, 1965); in allen vier Fällen war die Irrtumswahrscheinlichkeit $p > 0.10$.

Zur Beantwortung der Frage, ob die zwei Kurven für die zwei Drehrichtungen signifikant voneinander verschieden sind, wird für jedes der drei Muster eine zweifache Varianzanalyse mit den Faktoren Drehrichtung D und Winkeldifferenz W durchgeführt (approximatives Verfahren nach SCHEFFE, 1963, S. 362; vergl. SNEDECOR und COCHRAN, 1969, S. 475). Mit dem Bartlett-Test wurde zuvor untersucht, ob die $2 \times 8 = 16$ Varianzen jeweils als gleich gross betrachtet werden können. Für keines der drei Muster zeigten sich Varianzunterschiede. Die Nullhypothese („Kurven lassen sich zur Deckung bringen“) wird verworfen, sobald entweder die Wechselwirkungen D × W signifikant sind („Kurven nicht parallel“) oder — bei nicht signifikanten Wechselwirkungen — der Faktor D signifikant ist („Kurven haben einen konstanten Abstand voneinander“). Um die Nullhypothese korrekt auf einem Signifikanzniveau p zu prüfen, muss jeder der zwei Effekte D × W und D etwa auf dem Niveau $p/2$ getestet werden. Aus Tabelle 2 ist ersichtlich, dass in allen drei Mustern die Kurven als voneinander verschieden betrachtet werden können.

Wenn die gleichen k Bienen für jede der zwei Drehrichtungen eines bestimmten Musters verwendet werden und von jeder einzelnen Biene bekannt ist, wie viele Anflüge sie zum Test- und Dressurmuster macht, dann lassen sich die Daten eines Musters in einer zweifachen Varianzanalyse mit k Blöcken auswerten (Faktor 1 = Winkeldifferenz, Faktor 2 = Drehrichtung). Man würde dann wieder auf Signifikanz des Faktors Drehrichtung testen. Eine solche Versuchsanordnung erlaubt eine gute Schätzung des Versuchsfehlers.

Falls jede Beobachtung von einer anderen Biene stammt, können die Ergebnisse für jede Winkelstellung eines Musters in einer Vierfeldertafel dargestellt werden (zwei Drehrichtungen, Flug zur Test- oder Dressurscheibe). Aus jeder Tafel lässt sich ein χ^2 mit einem Freiheitsgrad berechnen. Die 8 χ^2-Werte c_i für die 8 Winkelstellungen sind voneinander unabhängig. Man berechnet $\sqrt{c_i}$ und setzt z.B. ein negatives Vorzeichen, wenn der Anteil der Bienen, die zur Testscheibe fliegen, kleiner ist als der Anteil der Bienen, die zur Dressurscheibe

TABELLE 1

Wahlhäufigkeiten und Reizwerte von Schwarz-Weiss-Kreisscheiben, die aus ihren Dressurstellungen α_+ um den Winkelbetrag $\Delta\alpha$ herausgedreht wurden (Serie 1, Rot.) oder im Sektor $\Delta\alpha$ einsinnige Kontraständerungen erfuhren (positive Kontrastumkehr $+\Delta I$, Serie 2, und negative Kontrastumkehr $-\Delta I$, Serie 3).

Die Wahlhäufigkeiten für α_+ sind für die Einzeltests sowie als Mittelwert angegeben: WT $(\alpha_+) = \alpha\,(a+b)$; zur Definition von a und b siehe S 848 Daraus können mit Hilfe einer Neutralwahl- und Probit-Transformation die normierten Reizwerte der Testmuster berechnet werden: ST (α_t). Der Reizwert des Dressurmusters beträgt stets ST $(\alpha_+) = 1{,}0$. Drehung im Zeiger- $(-\Delta\alpha)$ oder Gegenzeigersinn $(+\Delta\alpha)$. Anhand dieser Daten wurde für alle 3 Serien eine doppelte Varianzanalyse durchgeführt (Ergebnis siehe Tab. 2).

			20°	40°	60°	80°	100°	120°	140°	160°
Rot. (Serie 1)	$+\Delta\alpha$		27/161 55/92 132/207	100/133 75/101 155/214	108/123 176/202	78/94 125/134 74/91 61/72 110/112	80/83 112/119 91/109	75/81 104/109 47/56	55/58 164/176 157/164	53/54 41/41 88/94
		WT (α_+)	285/460	330/448	284/325	448/503	283/311	226/246	376/398	182/189
		ST (α_t)	0,87	0,73	0,49	0,47	0,39	0,39	0,25	0,12
	$-\Delta\alpha$		69/113 95/147 92/149	44/73 87/115 62/88 77/124 125/149 105/132	50/59 166/210	50/57 64/83 111/125 87/124	76/88 84/107 73/92 60/72	90/101 52/57 167/187 110/137	103/188 59/67 56/63	77/82 129/132 109/123
		WT (α_+)	256/409	500/681	216/269	312/389	293/359	419/482	218/248	315/337
		ST (α_t)	0,86	0,74	0,59	0,60	0,59	0,49	0,47	0,29
			74/111 74/118 72/112	68/93 83/116 68/92	121/143 79/88 112/139	83/97 81/94 71/86	114/134 95/111 77/84	199/211 60/68 81/86	90/97 144/152 70/74	219/223 125/132 106/108

+ΔI (Serie 2)	+Δα	WT (α_+)	220/341	219/301	312/370	235/277	286/329	340/365	304/323	450/463
		ST (α_t)	0,83	0,74	0,54	0,54	0,47	0,38	0,25	0,12
	−Δα		108/184 80/133 80/131	135/239 54/78 66/100	78/128 110/171 94/143	214/339 73/113 66/93	94/135 58/85 97/130	67/88 86/110 86/98	89/117 80/103 129/151	142/162 84/96 88/93
		WT (α_+)	268/448	255/417	282/442	353/545	294/350	239/296	298/371	314/351
		ST (α_t)	0,89	0,84	0,84	0,82	0,76	0,65	0,62	0,42
−ΔI (Serie 3)	+Δα		45/93 96/173 74/138	126/224 111/146 71/106	82/124 75/120 57/86	49/73 83/144 59/86	70/122 73/122 66/93	116/166 89/126 159/211 71/112 78/125	63/94 112/154 74/96	162/197 78/101 143/183
		WT (α_+)	215/404	308/476	214/330	191/303	209/337	513/740	249/344	383/481
		ST (α_t)	0,98	0,82	0,83	0,83	0,86	0,80	0,75	0,64
	−Δα		62/112 87/167 34/59	64/90 100/149 61/78	134/189 113/134 168/220	90/128 119/143 100/135	60/74 70/99 96/67	54/77 84/108 43/63	145/179 95/116 108/135	93/118 126/157 53/68 152/169 121/136
		WT (α_+)	183/338	225/317	415/543	309/406	197/269	181/248	348/430	545/648
		ST (α_t)	0,94	0,75	0,67	0,71	0,74	0,75	0,60	0,55

fliegen. Die Summe Z der $8\sqrt{c_i}$ dividiert durch $\sqrt{8}$ ist wieder normal verteilt und wird als Testgrösse verwendet (COCHRAN, 1954, S. 441).

Allgemein stellt die hier angewandte doppelte Varianzanalyse bisher das beste Verfahren dar, zwei Versuchsserien, denen ein gemeinsamer (hier die Winkeldifferenz $\Delta\alpha$) und ein sie trennender variabler Parameter (hier die Drehrichtung $\pm\Delta\alpha$) zugrunde liegt, gegeneinander zu testen. Mit ihrer Hilfe war es uns in allen drei Versuchsserien möglich, die Drehrichtung der Mustervariationen als entscheidenden Parameter zu isolieren.

TABELLE 2

F-Werte in der Varianzanalyse der Wahlhäufigkeiten (WT-Werte von Tab. 1). Parameter W: Winkeldifferenz $\Delta\alpha$; Parameter D: Drehrichtung $\pm\Delta\alpha$; n = Anzahl der Freiheitsgrade; p = Signifikanzschranke für Test auf Nullhypothese. Zur Kennzeichnung der Serien 1, 2 und 3 siehe Tabelle 1.

	Muster					
	Rot. (Serie 1)		$+\Delta$I (Serie 2)		$-\Delta$I (Serie 3)	
Parameter	n	F	n	F	n	F
W	1	8,7	1	144,9	1	22,5
D	7	18,4	7	45,3	7	12,8
W × D	7	0,4	7	4,0	7	0,8
error	38		32		36	
p	0,01		0,01		0,01	

Schon dieser zunächst ganz allgemein herausgestellte Befund zeigt die Bedeutung der Sehfeldposition für Mustererkennungsprozesse bei der Biene. Im einzelnen führt Rotation im Gegenzeigersinn in Serie 1 (Drehung der Schwarz-Weiss-Scheibe) und Serie 2 (positive Kontrastumkehr: Einschaltung von Weiss-Sektoren in die Dressur-Schwarzfläche) sowie Rotation im Zeigersinn in Serie 3 (negative Kontrastumkehr: Einschaltung von Schwarz-Sektoren in die Dressur-Weissfläche) zu geringeren Reizwerten des Testmusters, d.h. grösseren Reizwertminderungen im Vergleich zum Dressurmuster, wenn man die Daten mit den entsprechenden für entgegengesetzten Drehungssinn vergleicht.

Eine Gegenüberstellung der Serien 2 und 3 könnte zudem vermuten lassen, dass positive Kontraständerungen vom visuellen System der Biene stärker registriert werden als negative; denn Weiss-Einschaltungen in Schwarz haben grössere Reizwertminderungen zur Folge als Schwarz-Einschaltungen in Weiss.

Da sich jedoch die Sektoren invertierten Kontrasts in den Serien 2 und 3 auch in verschiedenen Sehfeldpositionen befinden — bei Serie 2 im unteren und lateralen, bei Serie 3 dagegen im oberen und lateralen Sehfeldbereich —, könnten die abweichenden Reizwerte auch anstatt auf den Parameter „Vorzeichen der Kontrastumkehr" auf den der „Sehfeldposition" zurückzuführen sein.

Die Entscheidung zwischen den beiden Alternativen liefern Versuche mit einer Dressurscheibe, die gegenüber der bisher verwendeten ($\alpha_+ = 45°$) invertierten Kontrast besitzt ($\alpha_+ = 135°$; vgl. Definition der Winkelstellungen auf S. 846), d.h. links-oben ihre schwarze und rechts-unten ihre weisse Hälfte aufweist. Eine für $\Delta\alpha = 80°$ durchgeführte Kontrollserie zeigt, dass die zweite Hypothese zutrifft, für die jeweils grösseren Reizwertminderungen also nicht die positiven Kontraständerungen, sondern die unter dem Sehfeldäquator liegende Sehfeldposition verantwortlich ist. Auch in Experimenten, die speziell dieser Frage gelten (WEHNER, 1972), erweist sich der mittlere untere Bereich des frontalen Sehfeldes als die für das Formensehen der Bienen entscheidende Sehfeldregion. Folglich werden in den Serien 2 und 3 die grössten Reizwertminderungen auch durch diejenigen Kontraständerungen erreicht, die sich auf diesem unteren Sehfeldbereich erstrecken ($+\Delta I$, $+\Delta\alpha$; ●-Kurve in Abb. 2, Serie 2).

II. Modellrechnung

Schon ein qualitativer Vergleich der in Abbildung 2 zusammengestellten Kurven legt die Frage nahe, ob die Kurven der Serie 1 nicht als Ergebnis einer Verrechnung zwischen den jeweils korrespondierenden Kurven der Serien 2 und 3 aufzufassen sind. Eine solche Verrechnung ist schon deshalb zu vermuten, weil sich reizmetrisch die rotierten Kreisscheiben der Serie 1 durch Addition der entsprechenden Kontraständerungen der Serien 2 und 3 gewinnen lassen. Eine Winkelabweichung der Dressurscheibe um $-(\Delta\alpha)_i$ (Serie 1) lässt sich nämlich aus einer positiven Kontraständerung von $-(\Delta\alpha)_i$ (Serie 2) und einer negativen Kontraständerung gleichen Ausmasses (Serie 3) gewinnen. Versucht man daher zu prüfen, ob sich die Reizwerte der Testmuster von Serie 1 aus denen der Serien 2 und 3 ableiten lassen, bietet sich als einfachste Hypothese eine Addition der Reizwertminderungen entsprechender Winkelabweichungen von Serien 2 und 3 an. Die normierten Reizwerte der Serien 2 und 3 $0 \leqslant ST \leqslant 1$ müssen zu diesem Zweck multipliziert und die Produkte mit den normierten Reizwerten der Serie 1 verglichen werden. Eine Gegenüberstellung der auf diese Weise berechneten und der experimentell direkt ermittleten Reizwerte rotierter Kreisscheiben (Abb. 3) zeigt eine gute Übereinstimmung der Kurvenverläufe, die dieselben Unterschiede zwischen positiver und negativer Drehrichtung sowie dieselben Charakteristika eines für kleine ($\Delta\alpha < 60°$) und grosse ($\Delta\alpha > 120°$) Winkelabweichungen starken

und für mittlere $\Delta\alpha$-Werte flachen Abfalls aufweisen. Es spricht daher nichts gegen die Annahme, dass aus der Dressurstellung gedrehte Schwarz-Weiss-Scheiben nach den Kontraständerungen in den jeweils betroffenen Sehfeldbereichen taxiert werden, wobei die Effekte, die die Kontraständerungen auslösen, von der Sehfeldposition abhängen und in der mittleren unteren Sehfeldregion am grössten sind: sehfeldspezifische Musterbewertung. Bei Drehung im Gegenzeigersinn $(+\Delta\alpha)$ beschreiben z.B. die positiven Kontraständerungen im unteren Sehfeldbereich (●-Kurve in Abb. 2, Serie 2) die Winkelunterscheidungsfunktion (●-Kurve in Abb. 2, Serie 1) nahezu vollständig, während die negativen Kontrast-

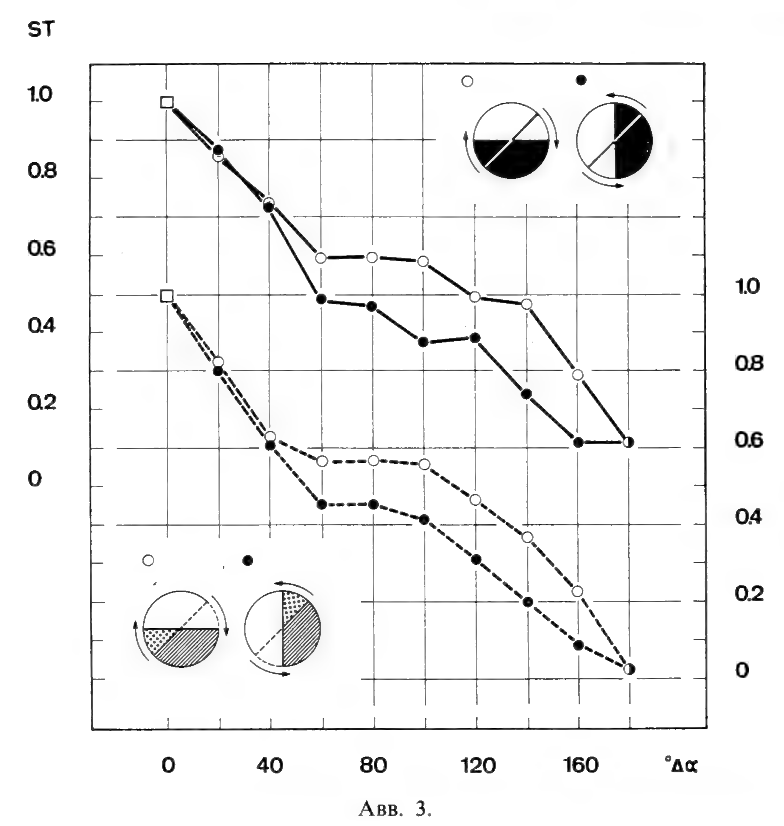


ABB. 3.

Reizwerte (ST) von Schwarz-Weiss-Kreisscheiben, die um die Winkeldifferenz $\Delta\alpha$ von der Dressurstellung abweichen. Oben (ausgezogene Kurven, linke Ordinate): experimentell ermittelte Reizwerte der rotierten Kreisscheiben; unten (unterbrochene Kurven, rechte Ordinate): aus den Reizwerten der getrennt getesteten positiven und negativen Kontraständerungen berechnete Reizwerte der rotierten Kreisscheiben. Die Reizwerte wurden aus den Wahlhäufigkeiten für die Testmuster $\alpha_t = \alpha_{+} \pm \Delta\alpha$ über Neutralwahl- und Probit-Transformationen gewonnen und anschliessend normiert. Die theoretischen (unterbrochenen) Kurven berechnen sich demnach für ein beliebiges $(\Delta\alpha)_i$ zu ST_i, theoret. $= ST_i(+\Delta I)$. $ST_i(-\Delta I)$. Die Einschaltfiguren links unten geben die bei Rotation der Kreisscheibe auftretenden und getrennt getesteten Kontraständerungen an: gerasterte $(-\Delta I)$ und gebrochen umrandete Flächen $(+\Delta I)$. Kurven und Einschaltfiguren gelten für Drehungen im Zeiger- (○) und Gegenzeigersinn (●).

änderungen im oberen Sehfeldbereich (*o*-Kurve in Abb. 2, Serie 3) fast nichts mehr beitragen.

Für eine gegebene Winkeldifferenz $\Delta\alpha$ führen Kontraständerungen jedoch nicht nur dann zu grösseren Reizwertminderungen, wenn sie sich auf dem unteren Sehfeldbereich erstrecken (sehfeldspezifische Bewertung), sondern auch dann, wenn sie anstatt im Schwarz- oder Weissbereich in der Nähe der Kontrastlinie des Dressurmusters liegen (musterspezifische Bewertung). Dieser Tatsache ist der für alle 6 Serien charakteristische Kurvenverlauf mit dem steilen Anfangs- und Endstück und dem flachen, oft abszissenparallelen Mittelteil zuzuschreiben.

DISKUSSION

Alle bisherigen Modellvorstellungen zum Formensehen der Bienen gehen stillschweigend von der Annahme aus, dass sich das visuelle System dieser Insekten isotrop verhält, die Musterunterscheidung also von der Sehfeldposition des Musters unabhängig ist (SCHNETTER, 1968; CRUSE, in Vorb.; Zusammenfassung der älteren Literatur bei WEHNER, 1967). Doch besteht bei den bisher stets verwendeten horizontalen Musterebenen gar keine Möglichkeit, diesen Parameter zu testen, da die Bienen beim Überfliegen der Muster keine definierte Projektion der Muster auf das Sehfeldkoordinatensystem einstellen können. Vielmehr ist anzunehmen, dass bei allen diesen Versuchen gerade auf Invarianz des Parameters „Sehfeldposition" dressiert wird (zur Invariantenbildung bei Bienen vergl. MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, 1968, 1969*a*, *b*; WEHNER, 1971*a*). Jedenfalls lässt sich die Aussage, das Mustererkennungssystem der Biene arbeite wie das Bewegungsperzeptionssystem der Fliege *Drosophila melanogaster* (GÖTZ, 1964) isotrop, indem Verrechnungen zwischen Kontraständerungen in verschiedenen Sehfeldbereichen nur vom Abstand, nicht aber von der Position der Kontraständerungen im Sehfeld abhängen, bisher durch nichts begründen. Erst die Einführung der vertikalen Musterebene (WEHNER und LINDAUER, 1966) macht es möglich, die Muster zwar nicht lagekonstant (wegen des freien Anflugs der Bienen), zumindest jedoch achsen- und grössenkonstant auf das Sehfeldraster zu projizieren. Diese Achsenkonstanz wird dadurch erreicht, dass die Bienen entweder aufgrund ihrer Schwererezeptoren eine stets horizontale Fluglage einstellen oder ihre nicht ganz exakt in der Horizontalen austarierte Fluglage bei der optischen Winkelmessung im Rechnung stellen, also über den „space constant fibers" der Crustaceen (WIERSMA und YAMAGUCHI, 1966) analoge Verrechnungsmechanismen verfügen. Hochfrequenz-kinematographische Aufnahmen sollen zwischen diesen beiden Möglichkeiten entscheiden.

Unabhängig davon, welche Alternative zutrifft, haben unsere hier mitgeteilten Versuche zunächst die Sehfeldtopologie (vergl. die elektrophysiologischen Befunde

bei Dipteren von BISHOP, KEEHN und MCCANN, 1968; MCCANN und DILL, 1969; MIMURA, 1971), dann aber auch die unterschiedliche Wertigkeit der einzelnen Sehfeldregionen für das Formensehen erwiesen: und zwar werden regionsspezifische Kontraständerungen — die grundlegenden Eingangsreize für ein Mustererkennungssystem — im mittleren unteren Teil des frontalen Sehfeldes maximal registriert (vergl. die „Ortsfunktion" bei WEHNER, 1972*b*, Abb. 12; WEHNER, 1972). Deshalb führen Rotationen einer Schwarz-Weiss-Scheibe, deren Kontrastlinie um 45° gegenüber der Horizontalen geneigt ist, auch zu unterschiedlichen Erregungswerten, wenn die Drehung im Zeiger- oder Gegenzeigersinn erfolgt.

Die bisher allerdings erst sporadisch vorliegenden Befunde von anderen Insektenarten sprechen ebenfalls gegen eine Isotropie des visuellen Systems bezüglich des Formensehens. Beim optischen Fixieren der Beute bedient sich die Mantide *Stagmatoptera biocellata* nur einer bestimmten, von MALDONADA und BARROS-PITA (1970) als „Fovea" bezeichneten Region des Ommatidienrasters, die durch Lackierungsexperimente abgegrenzt werden konnte. Nach MEYER (1971) fixiert auch die Heteroptere *Velia caprai* Kreisscheiben, die über einer die Wasseroberfläche berührenden Vibrationsnadel geboten werden, nur mit der 11. und 12. äquatorparallelen Ommatidienreide (vom oberen Augenrand aus gemessen). Mit Hilfe eines Drehmomentkompensators und einer Servomotorsteuerung ist es REICHARDT und WENKING (1969) und REICHARDT (1970) gelungen, die Musterpräferenzen fixiert fliegender Testfliegen (*Musca domestica*) zu prüfen. Unter closed-loop-Bedingungen konnte dabei die Fliege während des Fixiervorganges den spontan präferierten schwarzen Streifen, der sich auf der Innenseite eines sonst weissen Zylinders befand, in ihre Flugrichtung bewegen. Die messbaren Aufenthaltswahrscheinlichkeiten des Kreises spiegeln also die Einstellungen der Fliege zu dem Streifen wider. Diese Versuche zeigen unter anderem (REICHARDT, mündl. Mitt.), dass schwarze Streifen nur in einem 20°-breiten Bezirk fixiert werden, der sich ventral an den Sehfeldäquator anschliesst. Auch bei dem dekapoden Krebs *Cambarus* blicken alle space-constant-fibers in die obere Sehfeldhälfte (WIERSMA, mündl. Mitt.). Nach allen diesen von Hymenopteren, Dipteren, Heteropteren und sogar von Crustaceen stammenden Befunden sind Leistungen der Mustererkennung in starkem Masse von der Sehfeldregion abhängig, auf die die Muster projiziert werden. Die weitere experimentelle Analyse des Formensehens bei Insekten wird sich also solcher Apparaturen bedienen müssen, die eine positions- oder zumindest achsenspezifische Musterpräsentation erlauben.

Zusammenfassung

1. Mit Hilfe der vertikalen Musterebene werden Bienen (*Apis mellifera mellifera*) auf Schwarz-Weiss-Scheiben definierter Sehfeldgrösse ($r = 65°$) und definierter Winkelstellung der Kontrastlinien ($\alpha_+ = 45°$) dressiert und in Diskriminationstests die Reizwertminderungen bei Rotation der Kreisscheiben um $\Delta\alpha$ bestimmt (Abb. 2, Serie 1).
2. Reizmetrisch ist die Rotation der Dressur-Kreisscheibe mit positiven und negativen Kontraständerungen in sich jeweils um 180° gegenüberliegenden Sehfeldbereichen verbunden. Diese positiven und negativen Kontraständerungen (Weiss-Einschaltungen in Schwarz und Schwarz-Einschaltungen in Weiss) können isoliert auf ihre Reizwertminderungen gegenüber der Dressurscheibe geprüft werden (Abb. 2, Serien 2 und 3).
3. Bei der 45°-orientierten Dressurscheibe führen in allen 3 Serien Kontraständerungen konstanten Ausmasses $(\Delta\alpha)_i$ je nach Drehrichtung zu unterschiedlichen Reizwertminderungen. Die Differenz zwischen den Kurven für Drehung im Zeiger- und Gegenzeigersinn lässt sich statistisch mit Hilfe einer doppelten Varianzanalyse sichern.
4. Aus den Wahlhäufigkeiten der rotierten Testmuster gegenüber dem Dressurmuster lassen sich über eine Neutralwahl- sowie eine Probit-Transformation die Reizwerte der Testmuster bestimmen. Multipliziert man für ein bestimmtes $(\Delta\alpha)_i$ die normierten Reizwerte der Testmuster von Serie 2 und 3, erhält man in guter Annäherung die Reizwerte der korrespondierenden Testmuster von Serie 1 (Abb. 3). Folglich werden die rotierten Kreisscheiben nach den Kontraständerungen in den jeweils betroffenen Sehfeldbereichen taxiert.
5. Kontraständerungen werden im mittleren unteren Teil des frontalen Sehfeldes (sehfeldspezifische Bewertung) und in den Bereichen nahe der Kontrastlinie des Dressurmusters (musterspezifische Bewertung) maximal registriert.

Summary

1. Honey bees, *Apis mellifera mellifera*, were trained to vertically arranged black-and-white disks, the contrast line of which was inclined at 45° (α_+) to the horizontal. An angular size of 130° (diameter) could be adjusted by pattern presentation within a UV-permeable Plexiglas box. After training, the reaction frequencies of the bees to differently inclined disks ($\alpha_+ \pm \Delta\alpha$) were determined (fig. 1, series 1).

2. For the bee's visual system, rotation of the disk means positive (black to white) resp. negative contrast changes (white to black) in those regions of the visual field which lie in opposite directions. The effects of these contrast changes of various size $\Delta\alpha$ can be tested separately (fig. 1, series 2 and 3).
3. In all series, 1, 2 and 3, the reaction frequency to a test pattern ($\alpha_+ \pm \Delta\alpha$) depends on the direction of rotation, i.e. on clockwise ($-\Delta\alpha$) or counter-clockwise rotation ($+\Delta\alpha$), when α_+ is unequal to 0° and 180° (α_+ 45 = °). The difference can be proved by using a multiple analysis of variance test. By this, dorsoventral asymmetry in the visual system of the bee is indicated.
4. Using a probit transformation, stimulatory values of the test patterns can be calculated from the reaction frequencies. By a simple mathematical procedure, the stimulatory values of rotated disks (series 1) are deduced from the stimulatory values caused by positive or negative contrast changes (series 2 and 3).
5. Contrast changes are most effectively recorded by the visual system of bees when they occur (1) in the middle lower part of the frontal visual field and (2) near the contrast line of the training pattern.

Résumé

1. *Apis mellifera* est dressée à l'aide d'un plan vertical portant un dessein circulaire noir et blanc d'une grandeur définie (r = 45°) et avec une inclinaison de la ligne de contraste également définie (α_+ = 45°). La diminution de la force d'attraction des disques est établie à l'aide de situations de discriminations en faisant tourner les disques sur eux-mêmes (angle de rotation $\Delta\alpha$) (fig. 2, série 1).
2. Pour le système optique de l'abeille une rotation du disque correspond à un changement positif de contraste (de noir à blanc) respectivement négatif (de blanc à noir) pour les régions du champ visuel se trouvant dans des directions opposées. Les effets de ces changements de contrastes de différentes magnitudes ($\Delta\alpha$) peuvent être mesurés séparément (fig. 1, séries 2 et 3).
3. Dans toutes les séries (1, 2 et 3) on note une relation entre la fréquence des réactions à un dessin présenté ($\alpha_+ \pm \Delta\alpha$) et la direction de la rotation. C'est à dire quand α_+ n'est ni 0° ni 180° (α_+ = 45°). La différence peut être mise en évidence en appliquant un test d'analyse multiple de variance. Ceci indique une asymétrie du système visuel de l'abeille.
4. On détermine la valeur stimulatrice des dessins présentés à l'aide d'une transformation en probites des fréquences de réaction. Les valeurs stimula-

trices des disques en différentes positions se calculent par une opération mathématique simple (série 1). Ces différences sont causées par les changements positifs ou négatifs de contraste (séries 2 et 3).

5. Ceci nous indique que ces changements de contraste sont enregistrés par le système visuel des abeilles avec grande précision quand ils sont perçus (1) par la partie inférieure frontale du champ visuel et (2) à proximité de la ligne de contraste du dessin.

LITERATUR

Bishop, L. G., D. G. Keehn and G. D. McCann. 1968. *Motion detection by interneurons of optic lobes and brain of the flies Calliphora phaenicia and Musca domestica.* J. Neurophysiol. 31: 509-525.

Cochran, W. G. 1954. *Some methods for strengthening the common Chi-square tests.* Biometrics 10: 417-451.

Götz, K. G. 1964. *Optomotorische Untersuchungen des visuellen Systems einiger Augenmutanten der Fruchtfliege Drosophila.* Kybernetik 2: 77-92.

Hassenstein, B. 1958. *Über die Wahrnehmung der Bewegung von Figuren und unregelmässigen Helligkeitsmustern. Nach verhaltensphysiologischen Versuchen an dem Rüsselkäfer Chlorophanus viridis.* Z. vergl. Physiol. 40: 556-592.

Kunze, P. 1963. *Der Einfluss der Grösse bewegter Felder auf den optokinetischen Augenstielnystagmus der Winkerkrabbe.* Erg. Biol. 26: 55-62.

Maldonado, H. and J. C. Barros-Pita. 1970. *A fovea in the praying mantis eye. I. Estimation of the catching distance.* Z. vergl. Physiol. 67: 58-78.

Mazokhin-Porshnyakov, G. A. 1968. *Die Lehrbarkeit der Insekten und ihre Fähigkeit, die visuellen Reizobjekte zu generalisieren.* Ent. Obozr. 47: 362-379 [russ.].

— 1969*a*. *Generalization of visual stimuli as an example of solution of abstract problems by bees.* Zool. Zh. 48: 1125-1136 [russ.].

— 1969*b*. *Die Fähigkeit der Bienen, visuelle Reize zu generalisieren.* Z. vergl. Physiol. 65: 15-28.

McCann, G. D. und J. C. Dill. 1969. *Fundamental properties of intensity, form and motion perception in the visual nervous systems of Calliphora phaenicia and Musca domestica.* J. gen. Physiol. 53: 385-413.

Meyer, H. W. 1971. *Visuelle Schlüsselreize für die Auslösung der Beutefanghandlung beim Bachwasserläufer Velia caprai (Hemiptera, Heteroptera). 1. Untersuchung der räumlichen und zeitlichen Reizparameter mit formverschiedenen Attrappen.* Z. vergl. Physiol. 72: 260-297.

Mimura, K. 1971. *Movement discrimination by the visual system of flies.* Z. vergl. Physiol. 73: 105-138.

Reichardt, W. E. 1970. *The insect eye as a model for analysis of uptake, transduction, and processing of optical data in the nervous system.* In: *The Neurosciences, 2nd study program*, Ed. by F. O. Schmitt. Rockefeller Univ. Press, New York, pp. 494-511.

— and H. Wenking. 1969. *Optical detection and fixation of objects by fixed flying flies.* Naturwissenschaften 56: 424-425.

Scheffe, H. 1963. *The analysis of variance.* J. Wiley, New York.

SCHNETTER, B. 1968. *Visuelle Formunterscheidung der Honigbiene im Bereich von Vier- und Sechsstrahlsternen.* Z. vergl. Physiol. 59: 90-109.

SHAPIRO, S. S. and M. B. WILK. 1965. *An analysis of variance test for normality (complete samples).* Biometrika 52: 591-611.

SNEDECOR, G. W. and W. G. COCHRAN. 1969. *Statistical methods.* Iowa State Univ. Press.

WEHNER, R. 1967. *Pattern recognition in bees.* Nature, Lond. 215: 1244-1248.

— 1968. *Die Bedeutung der Streifenbreite für die optische Winkelmessung der Biene (Apis mellifica).* Z. vergl. Physiol. 58: 322-343.

— 1970. *Der Mechanismus der optischen Winkelmessung bei der Biene (Apis mellifica).* Zool. Anz. Suppl. 33: 586-592.

— 1971*a*. *The generalization of directional visual stimuli in the honeybee, Apis mellifera.* J. Insect Physiol. 17: 1579-1591.

— 1971*b*. *Formensehen bei Insekten. Orientierungsphysiologische Untersuchungen zur Datenverarbeitung in optischen Systemen.* Verh. dt. zool. Ges. 65: 251-266.

— 1972. *Dorsoventral asymmetry in the visual field of the bee, Apis mellifera.* J. comp. Physiol. 77: 256-277.

— und M. LINDAUER. 1966. *Zur Physiologie des Formensehens bei der Honigbiene. I. Winkelunterscheidung an vertikal orientierten Streifenmustern.* Z. vergl. Physiol. 52: 290-324.

WIERSMA, C. A. G. and T. YAMAGUCHI. 1966. *The neuronal components of the optic nerve of the crayfish as studied by single unit analysis.* J. comp. Neurol. 128: 333-358.

Tome 79, fasc. 2, nº 26, 861-869 — Septembre 1972

Su alcuni ragni cavernicoli di Corfù *(Arachnida, Araneae)*

di

Paolo Marcello BRIGNOLI
Istituto di Zoologia dell'Università di Roma, diretto dal Prof. P. Pasquini.

Con 9 figure nel testo

Il D[r] Bernd Hauser (Muséum d'Histoire naturelle de Genève) ha voluto affidarmi in istudio (cosa di cui lo ringrazio vivamente) alcuni ragni cavernicoli da lui stesso raccolti, più di dieci anni fa, in alcune grotte dell'isola di Corfù. Tra questi individui era una ♀ di una nuova specie di *Roeweriana*; l'amico D[r] K. Thaler (Zoologisches Institut, Innsbruck), con la squisita gentilezza che gli è consueta, mi ha permesso di esaminare il materiale di questa stessa specie della sua collezione (tra cui era anche il ♂) proveniente dalla stessa grotta. Ringrazio altresì Monsieur M. Hubert (Muséum d'Histoire naturelle, Paris) per avermi inviato in esame il tipo di *Hadites myops* Simon.

Fam. Araneidae

Meta merianae (Scopoli) 1763

Corfù — Riparo sotto roccia, pendici N del Pantocrator, 19.4.60, 1 ♀, 7 ○○, B. Hauser leg.
— Grotta superiore di Bodolekos, pendici N del Pantocrator, 19.4.60, 1 ○. B. Hauser leg.

Banale specie troglofila, assai frequente nelle grotte mediterranee.

Fam. Linyphiidae

Leptyphantes prope **istrianus** Kulczynski 1914

Corfù — Grotta superiore di Bodolekos, pendici N del Pantocrator, 19.4.60, 1 ♀, B. Hauser leg.

In assenza del ♂ preferisco limitarmi ad una determinazione di massima; come risulta anche dalle figg. 1-3, questa ♀ ricorda la specie di Kulczynski. E'anche vero d'altronde che epigini di questo tipo sono frequenti tra i *Leptyphantes* balcanici. Non è da escludere che si tratti di una nuova specie.

Fam. Agelenidae

Roeweriana Kratochvil 1938 nov. stat.

Il Kratochvil (1938) propose di suddividere il genere *Hadites* Keyserling 1862 in due sottogeneri: *Hadites* s. str., col solo *H. tegenarioides* Keyserling e *Roeweriana* con le tre specie *H. (R.) dubius* Absolon e Kratochvil, *H. (R.) bidens* Absolon e Kratochvil e *H. (R.) krivosijanus* Kratochvil (nonchè, probabilmente, *H. myops* Simon a lui ignoto in natura). In base ai caratteri elencati da Kratochvil nella sua tavola dicotomica (op. cit.: 8) è evidente che tra *H. tegenarioides* e le *Roeweriana* vi sono differenze significative e che la distinzione tra questi due gruppi di specie è del tutto giustificata.

Recentemente (1971 *a*) ebbi occasione di esaminare materiale di *Hadites tegenarioides* (il cui ♂, si noti, è tuttora ignoto). I genitali della ♀, come risulta dalle mie figure (nonchè da quelle di Kratochvil, 1938), sono quanto mai semplici, simili a quelli di non poche *Tegenaria*.

Kratochvil non illustrò i genitali interni di alcuna *Roeweriana*; come il lettore avrà modo di osservare più avanti, la struttura della vulva, almeno delle *Roeweriana* a me note, è enormemente più complessa. Per di più, a giudicare dalle figg. 19, 24 e 29 di Kratochvil (loc. cit.), nelle quali, sotto all'epigino, compare, assai sommariamente, la vulva in trasparenza, anche nelle specie descritte da questo A. la struttura deve essere analoga. In tutte queste specie non vi è un vero dotto di copulazione, ma vaste *bursae* concamerate, ampiamente comunicanti con l'esterno; queste *bursae* attraverso una zona poco sclerificata, certamente dilatabile, sono connesse alle spermateche da dotti lunghi e ben sclerificati. I dotti di fecondazione sono assai brevi. Una simile struttura richiama immediatamente alla mente le vulve degli *Agelenopsis* americani illustrate e interpretate da Gering (1953). Tra gli Agelenidae europei ho finora incontrato vulve di questo tipo solo nel genere

Histopona (cfr. BRIGNOLI, 1971 *b*). Una vulva così complessa è tipica di tutti gli Agelenidae a embolo assai lungo, come è anche il caso delle *Roeweriana*.

Basandomi su quanto esposto, sulla estrema differenza cioè esistente tra le vulve di *Hadites tegenarioides* e delle *Roeweriana* (e sulle probabili differenze esistenti tra i bulbi) ho ritenuto opportuno separare i due sottogeneri, tra i quali, a mio parere, esistono solo superficiali somiglianze di habitus. KRATOCHVIL non designò un tipo per il suo sottogenere *Roeweriana*; io considero come tipo *Hadites dubius* Absolon e Kratochvil 1932 perchè prima specie descritta in ordine di lettura (ABSOLON e KRATOCHVIL, 1932, pp. 599-600; segue, sempre a pag. 600, la descrizione di *H. bidens*). Seguendo LEHTINEN (1967) *Roeweriana* sarebbe un sinonimo soggettivo di *Ommathadites*, genere istituito da KISHIDA per *Hadites myops* Simon. Come per molti altri nomi creati da KISHIDA la data di pubblicazione non è ben conosciuta, almeno in Occidente: 1928 o 1955? Sarebbe, per inciso, assai auspicabile che qualche collega nipponico traesse dall'oblio questi lavori pubblicando almeno qualche riassunto di quelli più significativi. LEHTINEN non si pose il problema e liquidò la questione non accettando *Roeweriana*, al solito senza esaminare alcuna specie di questo gruppo.

Dopo quanto esposto, ci si potrebbe però porre un'altra questione: *Roeweriana* è sufficientemente distinto da *Histopona*? Già KRATOCHVIL (loc. cit., p. 8) sosteneva che « les *Hadites* ont beaucoup d'affinités avec les Tégénaires vraies, probablement avec le groupe *Tegenaria sinuata-laeta-luxurians*.» Queste tre specie sono in realtà delle *Histopona* e non delle *Tegenaria* (cfr. tra l'altro con le illustrazioni di *H. luxurians* in: WIEHLE, 1964). Affine a *Tegenaria* è invece indubbiamente *H. tegenarioides*. Per il momento preferisco prospettare la questione senza pronunciarmi definitivamente; troppo poche sono le *Histopona* che conosco in natura.

Roeweriana hauseri n. sp.

Corfù — Grotta superiore di Bodolekos, pendici N del Pantocrator, 19.4.60, 1 ♀ (Holotypus, coll. Museo di Ginevra), 12 ○○, B. Hauser leg.
— Ibidem, 2 ♂♂, 2 ♀♀ (Paratypi; 1 ♂, 2 ♀♀ in collez. Thaler, 1 ♂ nella mia collez.), 2 ○○, 26.3.67, R. Hofer leg.
— Ibidem, 19.4.72, 9 ♀♀ (paratypi, 2 nella mia collezione, le altre coll. Museo di Ginevra), 29 ○○, B. Hauser e V. Mahnert leg.

Descrizione-♀: prosoma bruno-rossastro, senza peculiarità; *fovea thoracica* poco pronunciata. Occhi ben sviluppati, linea anteriore diritta, posteriore a debole concavità posteriore; occhi anteriori ravvicinati, intervalli inferiori alla metà del diametro dei MA (intervallo MA-MA appena superiore a quello MA-LA); posteriori equidistanti, intervalli quasi pari alla metà del diametro dei MP; occhi uguali tra loro (salvo i MA, pari alla metà degli altri). Labium nettamente

più lungo che largo. Sterno unicolore, con piccola punta, separante di poco le IV coxe. Tarso del palpo più lungo del femore. Cheliceri non genicolati, con 4-5 denti sul margine inferiore (nel tipo 4 a sinistra), 3 sul margine superiore. Zampe bruno-rosse; chetotassi analoga a quella di *R. krivosijana*: patelle con 2 spine dorsali, femore con 3 dorsali, metatarso I con 3 apicali, tibie III-IV con 2 ventrali. Opistosoma ardesia, sul dorso più chiaro in avanti, posteriormente con 3 paia di macchie chiare poco nette. Articolo apicale delle filiere superiori all'incirca pari al basale. Epigino (fig. 7) con le due zone ovali sclerificate più distanziate che nelle altre specie: vulva, v. fig. 6.

♂: corrispondente alla ♀, però fila degli occhi anteriori a leggera concavità posteriore, occhi più diseguali (rapporto LA:MP/LP:MA = 9:9:6), intervalli tra gli anteriori pari a metà del diametro dei MA, tra i posteriori pari al loro diametro. Cheliceri con 4-3 denti. Palpo, v. fig. 4-5; ben distinguibile, specie per la diversa apofisi tibiale da quelli di *R. dubia* e *R. bidens*.

Misure della ♀ holotypus (in mm, leggermente approssimate): prosoma lungo 3,25, largo 2,25: opistosoma lungo 3,75. Lunghezza totale: 7,00.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	3,25	1,10	3,00	3,25	1,75	12,35
II	3,00	1,10	2,70	3,00	1,60	11,40
III	3,00	1,10	2,35	3,15	1,60	11,20
IV	3,75	1,10	3,35	4,40	1,75	14,35

Misure di un ♂ (come sopra): prosoma lungo 2,95; largo 2,15; opistosoma lungo 2,70. Lunghezza totale: 5,65.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	3,00	1,00	2,90	3,10	2,10	12.10
II	2,80	1,00	2,50	2,60	1,75	10,65
III	2,65	0,90	2,35	2,85	1,70	10,45
IV	3,40	1,05	3,20	4,10	1,95	13,70

Derivatio nominis: ho il piacere di dedicare questa nuova specie al suo primo raccoglitore, il Dr Bernd Hauser, attivo conservatore degli Artropodi e Insetti Inferiori del Museo di Ginevra.

Affinità: come si vedrà anche in seguito, la nuova specie è tra tutte particolarmente vicina a *R. myops* (Simon) della Tessaglia con la quale ha in comune la struttura generale della vulva e l'intervallo ben visibile esistente tra le due zone ovali sclerificate dell'epigino. Per l'apofisi tibiale del palpo del ♂ la nuova specie può ricordare anche *R. dubia* (Absolon e Kratochvil).

Roeweriana myops (Simon) 1885 comb. nova

Tessaglia — Grotta di Kokkino Vracho, Monte Ossa, 4.7.84, 1 ♀ (Lectotypus), 4 ○○ (Paralectotypi; tutti coll. Muséum d'Histoire naturelle Paris, n° 7452), Stussiner leg.

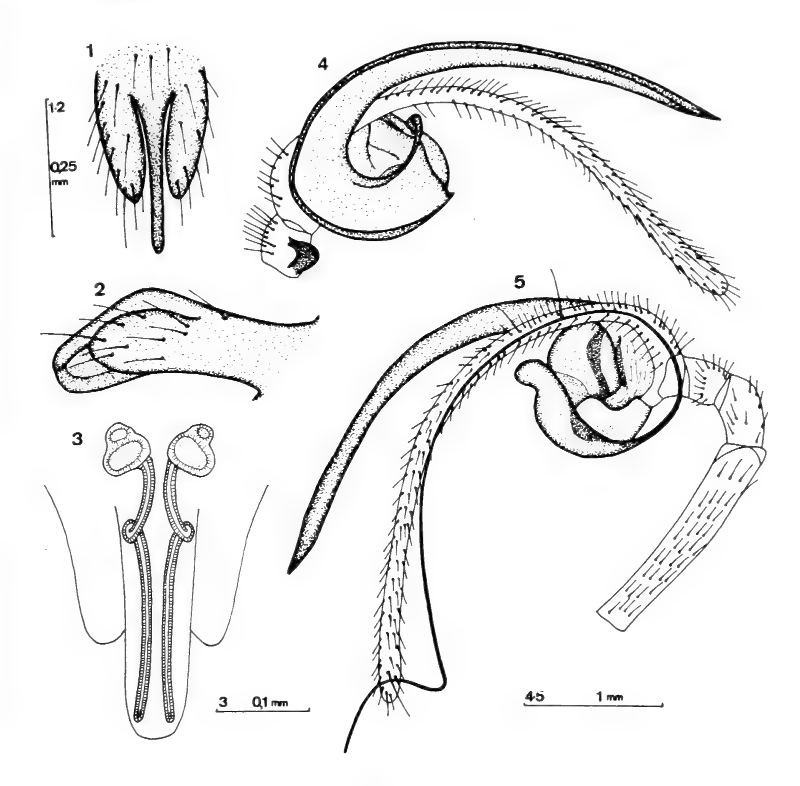


FIG. 1-5.

Leptyphantes prope *istrianus* Kulczynski — fig. 1-2: epigino, fig. 3: vulva. *Roeweriana hauseri* n. sp — fig. 4-5: palpo del ♂, internamente ed esternamente (non disegnato il quinto terminale dell'embolo).

Ritengo opportuno pubblicare la ridescrizione di questa interessante specie, mai illustrata.

Ridescrizione-♀: prosoma senza peculiarità, arancione; fovea thoracica debolissima. Occhi ridotti, specie i mediani, linea anteriore a forte, posteriore a debolissima concavità anteriore; intervallo tra i MA pari al loro diametro, intervallo MA-LA pari al doppio del diametro dei MA; intervallo tra i MP pari al doppio del loro diametro, intervallo MP-LP pari al doppio del diametro dei LP; occhi nettamente diseguali (rapporto LA/LP:MP:MA = 7:5:3). Labium, sterno e palpi, come in *R. hauseri* n. sp. Cheliceri abbastanza genicolati, con 4-3 denti. Zampe assai depilate, su femori I visibili internamente 2 irregolari serie di spine

corte, di cui le apicali a punta ricurva, più ravvicinate tra loro. Opistosoma bianchiccio; articolo apicale delle filiere superiori bianchiccio, appena più corto del basale. Colulo (indistinto in *R. hauseri*) qui sotto forma di eminenza trasversa a lati prominenti, villosi (quasi bipartito). Epigino (fig. 8) molto simile a quello di *R. hauseri*, vulva con bursae più piccole (v. fig. 9).

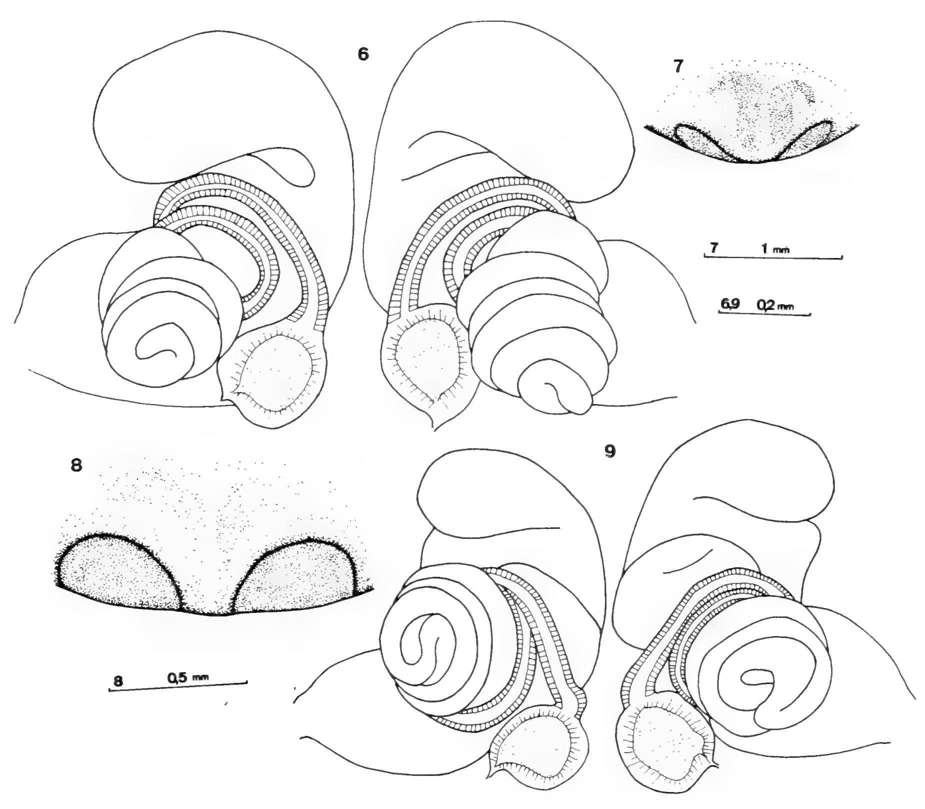


Fig. 6-9.

Roeweriana hauseri n. sp. — fig. 6-7: vulva dall'interno ed epigino.
Roeweriana myops (Simon) — fig. 8-9: epigino e vulva dall'interno.

Misure della ♀ lectotypus (come sopra): prosoma lungo 3,10; largo 2,00; opistosoma lungo 4,40. Lunghezza totale: 7,50.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	3,40	1,10	3,40	3,10	1,95	12,50
II	3,25	1,10	2,95	3,10	1,95	12,35
III	3,25	assenti da ambo i lati				
IV	4,00	1,10	3,65	assenti		

Nota: il ♂ di questa specie, certamente più adattata alla vita in grotta di *R. hauseri* n. sp. è tuttora ignoto.

Valore delle specie di *Roeweriana*: LEHTINEN (1967, p. 237) sostiene, a proposito delle *Roeweriana* che « it is probable that the latter consists of a polytypic species with four allopatric but geographically very close subspecies: *H. myops.*, *H. bidens, H. dubius, H. bidens krivosijanus.*». Già altrove (BRIGNOLI, 1971 *b*) ho avanzato alcune critiche sulla maniera in cui l'A. finlandese, senza vedere tipi o altro materiale, propone sinonimie e spostamenti di specie da un genere all'altro. A parte quanto ho già osservato sui rapporti tra *Hadites* e *Roeweriana* ed a parte anche il fatto che il KRATOCHVIL già nel 1938 passò a specie il suo *H. bidens krivosijanus*, il principio di considerare automaticamente sottospecie delle forme allopatriche morfologicamente vicine non è assolutamente accettabile. Nulla, salvo gli areali apparentemente non sovrapposti ed una certa somiglianza morfologica d'insieme, conforta l'ipotesi di LEHTINEN. Spesso io stesso, in precedenti lavori, ho espresso l'opinione che certe specie allopatriche potessero essere considerate sottospecie; tra i Leptonetidae ho anche passato a razze alcune specie. Questo però non è avvenuto dopo un mero esame della bibliografia, ma dopo aver esaminato non poco materiale e dopo matura riflessione.

Considerazioni biogeografiche: KRATOCHVIL (1938) esprime alcune opinioni sulle quali non posso essere d'accordo. Egli osserva anzitutto che le *Roeweriana* (a pag. 24, loc. cit., certamente per un lapsus, sono invertiti i nomi *Hadites* e *Roeweriana*) sono strettamente cavernicole e poi che « il n'y a donc aucun doute que ces Araignées sont originaires de l'Egéide méridionale ». Per quanto concerne il primo punto, mentre si può senz'altro convenire che *Hadites tegenarioides*, cieco, è da considerare troglobio, questo non si può affermare con altrettanta sicurezza delle *Roeweriana*, genere nel quale, accanto a forme microftalme *(R. myops)* ne esistono altre *(R. hauseri)* ad occhi normalmente sviluppati. Non mi pare nemmeno che si possa con tale sicurezza sostenere un'origine egeica meridionale per questo genere, visto che le specie finora note sono distribuite ai due lati dell'antico solco transegeico. Per di più, dati gli indubbi stretti rapporti tra *Histopona* e *Roeweriana*, visto che la maggior parte delle *Histopona* note gravita attorno alla parte settentrionale della penisola balcanica (salvo *H. torpida*, unica specie ad areale relativamente esteso), si potrebbe supporre a maggior ragione una origine egeico-settentrionale. Più che altro però, prima di avanzare ipotesi preferirei disporre di maggiori dati corologici. Le nostre conoscenze sulla sistematica e la distribuzione della maggior parte dei ragni sono ancora troppo scarse per permettere di avanzare ipotesi ardite nello stile di JEANNEL; i tentativi di questo genere (come per es. quello di NIKOLIĆ, 1958) sono destinati a un fallimento pressochè totale.

Fam. Amaurobiidae

Amaurobius erberi (Keyserling) 1863

Corfù — Riparo sotto roccia, pendici N del Pantocrator, 19.4.60, 2 ♀♀, B. Hauser leg.

Specie limitatamente troglofila, non rara in grotte mediterranee.

Riassunto

Vengono elencati alcuni ragni cavernicoli dell'isola di Corfù; basandosi essenzialmente sulla morfologia dei genitali delle ♀♀ il sottogenere *Roeweriana* Kratochvil 1938 viene staccato da *Hadites* Keyserling 1862 e considerato genere indipendente (assai vicino ad *Histopona* Thorell). *Roeweriana* oltre al tipo (*Hadites dubius* Absolon e Kratochvil 1932, qui designato) comprende anche *Roeweriana bidens* (Absolon e Kratochvil), *R. krivosijana* (Kratochvil) e *R. myops* (Simon) comb. nov. Viene descritta *Roeweriana hauseri* n. sp. (località tipica: grotta superiore di Bodolekos, monte Pantocrator, Corfù), affine a *R. myops*, distinguibile da questa per la morfologia dei genitali ♀. *R. myops* è ridescritta su materiale tipico. Vengono fatte alcune considerazioni sul valore delle specie di *Roeweriana*; le ipotesi di Lehtinen (1967) non vengono accettate. E' illustrata una specie di *Leptyphantes* prossima a *L. istrianus* Kulczynski.

Summary

Some cavernicolous spiders from Corfu Island (Western Greece)are listed; the subgenus *Roeweriana* Kratochvil 1938 is elevated to genus-rank, separating it from *Hadites* Keyserling 1862, essentially because of the very different structure of the ♀ genitalia; *Roeweriana* is very near to *Histopona* Thorell. As type of *Roeweriana* is designed *Hadites dubius* Absolon and Kratochvil 1932; to this genus belong also *R. bidens* (Absolon and Kratochvil), *R. krivosijana* (Kratochvil) and *R. myops* (Simon) comb. nov. *R. hauseri* n. sp. is described (typical locality: superior cave of Bodolekos, Corfu Island, Greece), it is near to *R. myops* from which it can be distinguished by the ♀ genitalia. *R. myops* is redescribed over the types. Some considerations are made over the value of the species of *Roeweriana*; the theses of Lehtinen (1967) are not accepted. A *Leptyphantes* near to *L. istrianus* Kulczynski is illustrated.

Zusammenfassung

Es werden einige höhlenbewohnende Spinnen von der Insel Korfu (Griechenland) gemeldet; die Untergattung *Roeweriana* Kratochvil 1938 wird auf Grund vor allem der ♀ Genitalstrukturen in den Rang einer Gattung erhoben und von *Hadites* Keyserling 1862 getrennt, *Roeweriana* steht sehr nahe *Histopona* Thorell. Als Typus für *Roeweriana* wird *Hadites dubius* Absolon und Kratochvil 1932 designiert und zu dieser Gattung gehören ferner *R. bidens* (Absolon und Kratochvil), *R. krivosijana* (Kratochvil) und *R. myops* (Simon) comb. nov. Es wird *R. hauseri* n. sp. beschrieben (Typuslokalität: obere Höhle von Bodolekos, Pantokratorgebirge, Korfu), die *R. myops* nahesteht und sich von ihr durch den Bau der ♀ Genitalien unterscheidet. *R. myops* wird auf Grund des typischen Materials wiederbeschrieben und ein Lectotypus designiert. Über den Wert der Arten der Gattung *Roeweriana* werden Überlegungen angestellt und die Hypothesen von Lehtinen (1967) nicht akzeptiert. Ein *Leptyphantes* der *L. istrianus* Kulczynski nahesteht wird abgebildet.

BIBLIOGRAFIA

Absolon, K. und J. Kratochvil. 1932. *Über höhlenbewohnende Arachniden. Vorläufige Mitteilung.* Acta Mus. Morav. 29: 595-600.

Brignoli, P. M. 1971 *a. Contributo alla conoscenza dei ragni cavernicoli della Jugoslavia.* Fragm. ent. 7 (2): 103-119.

— 1971 *b. Contributo alla conoscenza degli Agelenidae italiani.* Fragm. ent. 8 (2). 57-142.

Gering, R. L. 1953. *Structure and function of the genitalia in some American Agelenid spiders.* Smithson misc. Coll. 121 (4): 1-84.

Kratochvil, J. 1938. *Studie o jeskynnich pavoucich rodu Hadites.* Prace moravsk. Prirod. Spolec. 11 (1): 1-28.

Kulczynski, W. 1914. *Aranearum species novae minusve cognitae, in montibus Kras dictis a Dre C. Absolon aliisque collectae.* Bull. int. Acad. pol. Sci. Lett.: 353-387.

Lehtinen, P. T. 1967. *Classification of the Cribellate spiders and some allied families, with notes on the evolution of the suborder Araneomorpha.* Ann. Zool. Fenn. 4: 199-468.

Nikolić, F. 1958. *Über die geographische Verbreitung und Abstammung der unterirdischen Spinnen in Jugoslawien.* Verh. dt. Zool. Ges. (1957): 487-494.

Simon, E. 1885. *Etudes arachnologiques 17e Mém. XXIV. Arachnides recueillies dans la vallée de Tempé et sur le mont Ossa (Thessalie)...* Ann. Soc. ent. Fr. 6 (5): 209-217.

Wiehle, H. 1964. *Spinnen aus Slovenien, II.* Senckenberg. biol. 45 (6): 641-652.

Tome 79, fasc. 2, n° 27; 871-879 — Septembre 1972

Les Acanthoceridae *(Coleoptera Scarabaeidae)* de Ceylan

par

Renaud PAULIAN [1]

Avec 2 figures dans le texte

Les Acanthoceridae, petits Scarabéides remarquables par le développement de leurs cooptations d'enroulement, avaient jusqu'ici une répartition géographique particulière. Très diversifiés en Insulinde, atteignant, vers l'est, les Nouvelles Hébrides et pénétrant à peine, en Australie, au Queensland, la famille était très richement représentée en Amérique tropicale. En Afrique, des recherches très récentes (Paulian, Basilewsky, Balogh et ses collaborateurs) avaient révélé une faune riche et inattendue, caractéristique des régions de forêt, complétée par quelques éléments sud-africains et de nombreuses formes malgaches. Mais aucune capture n'était connue de l'Inde continentale (sauf de l'Assam) ou de Ceylan, interruption étonnante à première vue.

Des récoltes récentes de MM. Mussard, Löbl et Besuchet, que ce dernier a bien voulu me confier pour étude et qui appartiennent au Muséum d'Histoire naturelle de Genève, viennent modifier entièrement cette image. Ces récoltes (57 exemplaires trouvés dans des tamisages d'humus) apportent en effet cinq espèces nouvelles pour Ceylan, en deux genres dont un nouveau.

Elles m'ont été l'occasion de revoir le matériel de la région, grâce à l'obligeance du professeur A. Balachowsky et de M. A. Descarpentries, au Muséum de Paris. M. R. D. Pope, responsable de la section Coléoptères du British Museum a bien voulu, après d'obligeantes recherches, me confirmer l'absence de matériel de la famille dans les collections de cette Institution.

[1] Laboratoire de Zoogéographie, Université Paul Valéry, 34-Montpellier, France.

Aux cinq espèces récoltées par MM. Mussard, Besuchet et Löbl se sont alors ajoutés deux exemplaires, l'un étiqueté de Ceylan, identifiable mais dont la provenance demeure incertaine, l'autre de l'Inde continentale, indéterminable avec certitude.

Le champ de recherches reste donc ouvert en Inde et singulièrement dans le Dekkan où la famille pourrait être représentée.

Besuchetostes n. gen.

Type: *Besuchetostes taprobanae* n. sp.

Taille petite à moyenne. Pronotum avec une carène longitudinale médiane nette, flanquée de reliefs latéraux; côtés sinués ou échancrés en avant des angles latéraux qui sont bien marqués; base saillante vers l'arrière en lobe en son milieu, ce lobe souvent échancré. Elytres à carènes longitudinales, largement séparées.

Antennes de dix articles. Mandibules avec une lamelle membraneuse au bord interne de l'apex qui est largement obtus, et avec une frange complexe membraneuse sur l'arête interne. Maxilles à galéa et lacinia très membraneuses; palpes à articles longs. Palpes labiaux à dernier article petit et claviforme, avant-dernier article très élargi vers le dedans et l'apex.

Les espèces de ce genre se situent au voisinage des *Philharmostes*, très différenciés en Afrique. Elles s'en distinguent par la forme du pronotum et par la sculpture.

Tableau des espèces de *Besuchetostes*

1. Taille forte. Vertex et front avec une carène longitudinale médiane . . 2
   Taille faible. Vertex et front sans carène longitudinale médiane. . . . . **peradeniyae** n. sp.
2. Pronotum avec, de chaque côté de la carène longitudinale médiane, une forte carène angulée, unique. Suture des élytres fortement relevée en carène . . . . **taprobanae** n. sp.
   Pronotum avec, de chaque côté de la carène longitudinale médiane, des callosités plus ou moins caréniformes. Suture des élytres non ou à peine relevée 3
3. Pronotum avec trois fortes callosités obtuses de chaque côté de la carène longitudinale médiane . . . . **mussardi** n. sp.
   Pronotum avec, de chaque côté de la carène longitudinale médiane, une carène transverse en S couché, un peu oblique, dont l'extrémité antéro-externe est, parfois, précédée d'une courte carinule droite, transverse . . . . **löbli** n. sp.

1. **Besuchetostes taprobanae** n. sp.

Type 1 ex. CEYLAN: Central, Kandy, 660 m, 19.I.1970 (Mussard, Besuchet et Löbl), Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

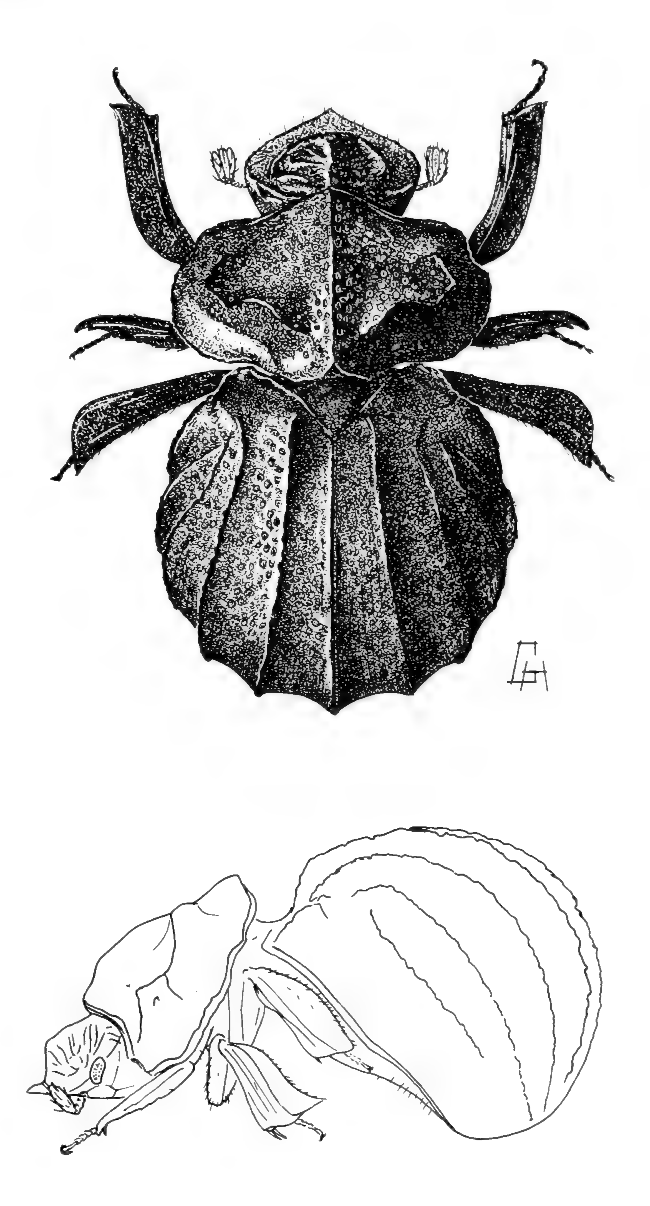


FIG. 1

Besuchetostes taprobanae n. gen., n. sp., face dorsale et profil.

Figure 1. Long. 6 mm (déroulé). — Corps convexe, brun-noir soyeux, glabre sauf de très courtes et rares soies jaunes sur les reliefs.

Clypéus arrondi en avant, anguleusement saillant vers l'avant au milieu, raccordé aux tempes par un angle très effacé, les tempes rectilignes; séparé du front par un relief transverse, arqué vers l'arrière aux extrémités, sur le milieu, duquel vient buter la carène longitudinale médiane; des deux côtés de cette carène la ponctuation est forte et confluente, dessinant des lignes transverses obliques peu régulières.

Pronotum avec une très forte carène longitudinale médiane, saillante dans la région basale et aux faces imponctuées dans cette région; bord antérieur relevé et précédé d'une impression transverse; milieu de la base très saillant vers l'arrière en un large lobe sinué, échancré en son milieu; côtés arrondis jusqu'au quart antérieur, puis échancrés jusqu'à un angle latéral, après quoi ils rejoignent en ligne transverse l'angle antérieur; dessus à dense et grande ponctuation ocellée, superficielle et régulière; de chaque côté de la carène médiane, une carène sinuée et oblique; celle-ci part, peu élevée, du bord latéral, entre l'angle antérieur et l'angle latéral, se dirige obliquement vers le milieu du disque, puis est anguleusement coudée vers l'arrière et l'extérieur sur une faible longueur, en devenant plus importante, elle forme alors un angle droit et se continue, vers le milieu de la base, en une lame de plus en plus haute et à tracé un peu sinueux.

Ecusson grand, densément ponctué.

Elytres à bord extérieur caréniforme sur les deux cinquièmes basilaires, élargi vers l'extérieur, puis rétrécis vers l'apex. Suture relevée. Chaque élytre avec quatre fortes et longues carènes longitudinales. La première part d'environ le milieu de la largeur de l'écusson à la base; la seconde s'insère en dedans du calus huméral dont elle est séparée par un tubercule isolé; la troisième part derrière ce tubercule et est légèrement oblique, elle atteint à peu près la région apicale; la quatrième part près du départ de la troisième et légèrement en retrait, et s'étend obliquement sur les deux tiers antérieurs de l'élytre. Ces carènes sont d'autant plus crénelées sur leur arête qu'elles sont plus externes.

Tibias antérieurs avec une forte dent apicale externe, suivie en dehors d'une petite dent et de fins denticules. Tibias intermédiaires aplatis, à bords arqués, parallèles, dessus avec une carène longitudinale. Tibias postérieurs élargis, angle postéro-externe très saillant en lobe aigu, tarses plus courts que la troncature des tibias.

2. **Besuchetostes mussardi** n. sp.

Type 1 ex. CEYLAN: Central, Kandy, 700 m, 14. II 1970 (Mussard, Besuchet et Löbl), Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Long. 6 mm (déroulé). — Corps noir brunâtre, soyeux.

Tête avec une faible carène longitudinale médiane; une trace de relief transverse à la limite du clypéus et du front; toute la surface à très dense ponctuation forte et donnant un aspect rugueux.

Pronotum à carène longitudinale médiane entière, mais moins élevée à la base que sur le disque; lobe basal du pronotum peu accusé. Côtés comme chez *taprobanae* m., mais le bord droit entre les angles antérieurs et les angles latéraux qui ne sont pas saillants; surface à très dense et forte ponctuation; un fort calus, un peu longitudinal, de chaque côté de la carène médiane sur le second quart du pronotum, précédé vers l'avant d'un calus plus faible; en outre un petit calus en dehors, vers le milieu de la longueur, soulignant une fossette latérale. Ponctuation très forte, grande, très dense, ombiliquée.

Elytres comme chez *taprobanae* m., mais la suture moins relevée, les carènes à arête lisse; la troisième ne commençant qu'au delà du premier quart et étant assez courte; la quatrième commençant bien en avant de la troisième et plus longue qu'elle. Toute la surface entre les carènes et sur celles-ci, à très forte et grande ponctuation en fer à cheval ouvert vers l'arrière et présentant un fin ombilic.

Pattes identiques à celles de *taprobanae* m.

3. **Besuchetostes löbli** n. sp.

Type 1 ex. CEYLAN: Central, Peradenyia, 550 m, 19.1.1970 (Mussard, Besuchet et Löbl), Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Neuf paratypes de même provenance, même Musée et Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Un paratype de CEYLAN: Central, Kandy, 600 m, 22.1.1970, Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Long. 5,5 mm (déroulé). — Tête très transverse, à angle antérieur peu saillant; vertex et front avec une carène longitudinale médiane vive, venant en avant au contact d'un relief transverse arqué, recourbé en arrière en dedans des yeux et plus relevé à ce niveau; le front déprimé entre la carène médiane et la carène latérale. Ponctuation ocellée, très superficielle, grande et serrée; quelques rides irrégulières transverses, surtout sur les côtés de la tête.

Pronotum à lobe basal très saillant vers l'arrière, à sommet vif et côtés sinués; angles antérieurs en petit lobe saillant, suivis vers l'extérieur d'une échancrure en courbe plate terminée par une dent vive en dehors, suivie vers l'arrière d'une échancrure en courbe bien marquée, formant un angle très obtus avec le bord extérieur qui est en courbe continue jusqu'au lobe basal. Disque avec une carène longitudinale médiane entière et de hauteur uniforme. Bord antérieur relevé en bourrelet de chaque côté du milieu. Chaque côté du disque avec, au tiers postérieur, un relief en oblique transverse, en accolade renversée, dirigée obliquement vers l'avant et le dehors, et à plus grande hauteur sur sa

moitié externe. Vers l'avant et en dehors, ce relief est précédé par un court relief transverse presque rectiligne, un peu oblique, situé en face de l'extrémité externe de l'accolade. Ponctuation superficielle, grande, ombiliquée, très serrée.

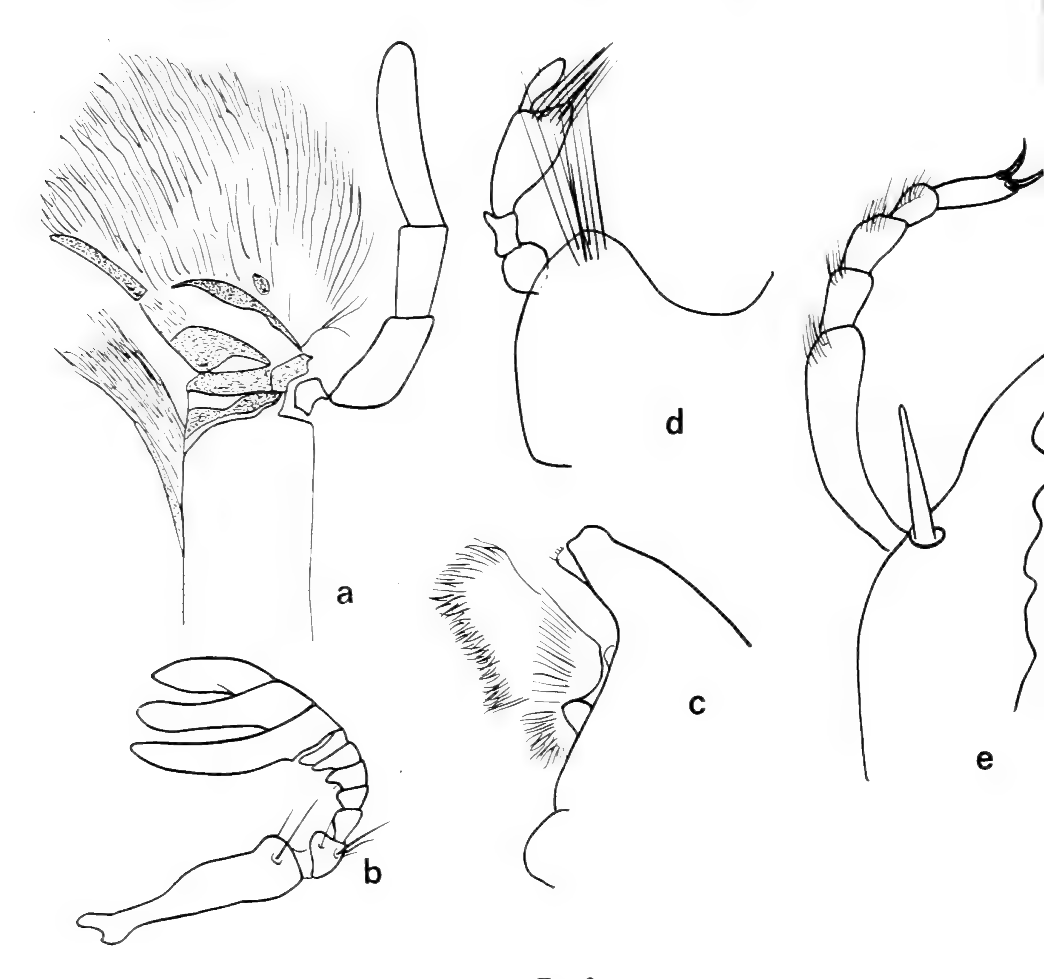


FIG. 2

Besuchetostes löbli n. gen., n. sp., pièces buccales: *a)* apex de la maxille; *b)* antenne; *c)* bord interne de la mandibule; *d)* palpe labial; *e)* apex de la patte I.

Elytres à très forte ponctuation superficielle, vaguement ombiliquée, à fond chagriné; les points de forme plus ou moins géométrique et accolés, séparés l'un de l'autre par de fines lignes dessinant une réticulation légèrement allongée dans le sens longitudinal. Interstrie juxtasutural à peine un peu relevé vers l'arrière. Carène I forte et entière. Carène II effacée à la base, forte et entière en arrière. Carènes III et IV obliquement dirigées vers l'extérieur.

4. **Besuchetostes peradeniyae** n. sp.

Type 1 ex. CEYLAN: Central, Peradenyia, 550 m, 10.1.1970 (Mussard, Besuchet et Löbl), Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Six paratypes de même provenance; vingt-deux paratypes de CEYLAN: Central, Kandy, 700 m, 14.11.1970, mêmes collecteurs; six paratypes de CEYLAN: Central, Hasalaka, près de Weragamtota, 250 m, 18.1.1970, mêmes collecteurs; quatre paratypes de CEYLAN: Northern, Nedunleni, 6.11.1970, mêmes collecteurs; Muséum d'Histoire naturelle de Genève et de Paris.

Long. 3,5 mm (déroulé). — Corps noir luisant, à longs poils jaunes dressés rares, portés par les reliefs et les marges du corps.

Tête très transverse, en triangle à sommet très aigu, côtés un peu concaves et crénelés; angles latéraux arrondis. Clypéus un peu concave, à dense ponctuation peu régulière. Front et vertex un peu relevés; une aire centrale en triangle à pointe postérieure, limité par un sillon sur les côtés, est pourvue de quelques gros points subcontigus; cette aire est flanquée de chaque côté d'une série de bourrelets parallèles dirigés obliquement vers l'avant et vers l'extérieur, portant quelques points et séparés par de profonds sillons simples.

Pronotum très transverse, saillant en net lobe arrondi en arrière au milieu de la base; côtés en courbe régulière en arrière, la partie antérieure profondément bisinuée et marquant ainsi un angle antérieur, une dent saillante, puis un angle extérieur très obtus. Disque avec une carène longitudinale médiane entière à arête vive, mais un peu crenelée; cette carène est flanquée de chaque côté d'un relief transverse, un peu obliquement dirigé vers l'avant et le dehors, concave vers l'avant, qui précède une dépression du disque. Ponctuation très forte et grosse, les points ombiliqués, séparés par d'étroits intervalles relevés et lisses tandis que le fond des points est chagriné.

Ecusson grand et plan.

Elytres avec chacun cinq carènes longitudinales sensiblement parallèles, lisses; la première formée par l'intervalle juxtasutural n'est marquée qu'en arrière: les autres sont très marquées sur toute leur longueur.

Ponctuation des intervalles plans, très grande, serrée, les points ocellés et ombiliqués un peu polygonaux, subcontigus. Les carènes II sont légèrement courbées vers l'extérieur, puis vers l'intérieur à leur extrémité distale.

L'espèce est très variable dans la saillie du lobe postérieur du pronotum, le développement des reliefs de celui-ci, les denticules marginaux de la tête et le développement d'une crénulation sur les carènes élytrales. Un exemplaire de CEYLAN: Uva, Diyaluma Falls, 450 m, 25.1.1970 (Mussard, Besuchet et Löbl) est remarquable par l'effacement des reliefs thoraciques, avec la disparition presque complète de la carène longitudinale médiane et l'écrasement des reliefs latéraux. La taille de cet exemplaire est faible: 2,75 mm.

Cette variabilité tendrait à diminuer l'importance des caractères tirés, pour caractériser les espèces précédentes, de la sculpture thoracique, mais ces espèces diffèrent aussi par la morphologie élytrale.

Cyphopisthes besucheti n. sp.

Type 1 ex. CEYLAN: Central, Kandy, 600 m, 19.1.1970 (Mussard, Besuchet et Löbl), Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Deux paratypes de même provenance, même collection et Muséum d'Histoire naturelle de Paris. Un Paratype de CEYLAN: Uva, Diyaluma Falls, 450 m, 25.1.1970 (Mussard, Besuchet et Löbl), Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Long. 3,5 mm (déroulé). — Corps noir bronzé, luisant, à longue pubescence jaune, fine, dressée, écartée.

Tête en triangle à côtés droits et sommet en pointe vive et détachée (souvent usée); vertex avec un léger relief. Ponctuation grosse, ombiliquée, superficielle, assez serrée. Pronotum un peu gibbeux le long de la ligne longitudinale médiodorsale, régulièrement convexe ailleurs, à côtés en courbe régulière, à peine subsinués avant les angles antérieurs; toute la surface à grands points ombiliqués, très superficiels, presque contigus.

Ecusson grand, déprimé et ponctué dans sa région centrale.

Elytres à repli latéral prolongeant le disque en courbe régulière; forte sinuosité de l'épipleure à la base. Interstrie juxtasutural relevé en bourrelet longitudinal, suivi vers l'extérieur d'un espace déprimé en large gouttière, puis de deux bourrelets longitudinaux parallèles, et réunis à l'apex (sans doute interstries 3 et 5), puis d'un espace plan et de deux autres bourrelets longitudinaux convergents vers l'arrière mais effacés vers l'avant. Tous ces bourrelets ont une surface supérieure un peu irrégulière, crénelée; ils sont, vers l'arrière, limités de chaque côté par une trace de strie peu marquée; les intervalles plans portent une série, à peine indiquée, de très grands points plats marqués par leurs seule circonférence et subcontigus.

Tibias antérieurs avec deux fortes dents apicales externes, suivies de fins denticules le long de l'arête externe.

Nous avions estimé en 1942 que *Cyphopisthes* et *Philharmostes* étaient synonymes. Dans l'état actuel de nos connaissances sur les Acanthocérides, cette synonymie nous paraît moins certaine et nous conservons ici provisoirement le genre *Cyphopisthes* tout en insistant, d'accord avec notre collègue R. Petrovitz, sur la nécessité d'une révision complète de la famille. Nous espérons pouvoir mener à bien ce travail, qui n'est possible qu'avec l'examen d'un matériel néotropical abondant. Il est frappant d'opposer l'homogénéité apparente de la faune néotropicale et l'extraordinaire pulvérisation des espèces afro-asiatiques.

Pterorthochaetes haroldi Gestro

1 ex. Ceylan Sabaragamuwa, Balangoda, 1776′, 13-16 mars 1882 (G. Lewis). Un exemplaire de cette espèce indonésienne déterminé ainsi par G. J. Arrow, figure dans les collections du Muséum de Paris. La localité est à confirmer.

Un exemplaire du Muséum de Genève, sans autre indication que Ceylan, provenant des récoltes de Humbert, appartient peut-être à cette espèce.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 881
Tome 79, fasc. 2, n° 28: 881-902. — Septembre 1972

Contribution à la connaissance des Nématodes rithrostygopsammiques et rithrostygopséphiques de Suède

par

Edm. ALTHERR
CH-1860 Aigle

Avec 11 figures dans le texte

Le présent travail est consacré à la détermination d'une partie des Nématodes récoltés en Suède, par le D[r] S. Husmann, Schlitz. Récoltes effectuées dans les eaux interstitielles des sables et graviers des lacs et cours d'eau, en relation avec un essai de classification des divers biotopes se rapportant à ces milieux. Je renvoie le lecteur aux publications de HUSMANN, 1966, et HUSMANN et TESCHNER, 1970.

Les vers ont été fixés au mélange eau distillée-glycérine-acide acétique et montés en glycérine gelatinée phéniquée. A quelques exceptions près, ils étaient en bon état. [1]

Cette étude ne comprend qu'une faible partie du matériel récolté. La majeure partie de ces récoltes est actuellement à l'examen chez le D[r] J. ANDRÁSSY, à Budapest, et ceci à ma demande. En effet, cet auteur est plus familiarisé que moi-même avec la faunule nématologique suédoise (Bibl. 1967).

BIOTOPES ET RÉCOLTES

S_1 Rive de la liaison fluviale entre les lacs Hansjön et Övre Fryken, à 300 m environ en amont du deuxième de ces lacs (HUSMANN et TESCHNER, 1970, fig. 1A, 2). HUSMANN a monté ses vers en les classant en divers groupes sui-

[1] Les types sont, provisoirement, en dépôt chez l'auteur.

vant leur «allure» générale. (Types D, E, F, α, β, γ, δ, ε, ζ). Je préfère ne pas donner le total général S_1, mais m'en tenir aux subdivisions établies par HUSMANN. On ne sait jamais... (22.VII.63.)

D_1 *Tobrilus* sp. sp. 3 ♀♀ abimées.

D_2 *Tripyla glomerans*, 2 ♀♀, 1 j.

D_3 *Tobrilus (? steineri)* 1 ♀.

D_4 *Tripyla glomerans* 6 ♀♀.

D_5 *Tobrilus (? steineri)* 4 ♀♀.

D_6 *Tripyla glomerans* 6 ♀♀.

D_7 id., 1 ♂, 8 ♀♀.

D_8 *Tobrilus (? gracilis, ? altherri)* 1 ♀; *Tobrilus glomerans* 1 j.

E_1 *Tobrilus (? gracilis, ? altherri)* 1 ♀; *Mononchus truncatus* 4 jj.

E_2 *Plectus parietinus* 1 ♀, *Ironus* sp. 1 j, *Eudorylaimus* sp. sp. 3 jj, *Paractinolaimus* 1 j.

E_3 *Mononchus truncatus* 5 jj, *Iotonchus* sp. 2 jj.

E_4 *Tripyla glomerans* 3 jj.

F_1 *Rotylenchus fallorobustus* 2 ♀♀.

F_3 id., 1 ♀.

α *Mononchus truncatus* 1 j.

β *Paractinolaimus* sp. 1 j.

γ id.

δ *Aporcelaimellus microhystera* Altherr 1972 [(à l'impression!)]

ε *Tripyla glomerans* 1 ♂ j.

ζ *Mermithidé.*

S 9 Rives graveleuses du Lule-Langas/Saltoluokta; graviers, sables grossiers; à 80 cm de la limite des eaux du Lule-Langas. Sondages A de la série A-E. (HUSMANN et TESCHNER, 1970, p. 244, S_{13} et fig. 1/C et 4/13; voir également HUSMANN, 1966, p. 262, fig. 8.)
Plectus parietinus, 1 ♀; *Monohystera* sp. 3 ♀♀; *Tripyla glomerans* 1 ♀, 1 j; *Tobrilus (? allophysis)*; T *(? gracilis, ? altherri)*; *Eudorylaimus husmanni* n. sp.; *Eudorylaimus lindbergi* 4 ♀♀; *Labronema magnum* n. sp. 2 ♀♀.

S 10 Sondage B de la série mentionnée sous S 9. Mêmes renvois bibliographiques que S 9.
Monohystera sp. 1 ♀; *Tobrilus (? allophysis)*, 6 ♀♀; *Eudorylaimus lindbergi*, 3 ♀♀.

S 12 Mêmes conditions. Sondage D.
Plectus parietinus, 2 ♀♀; *Monohystera* sp. 3 ♀♀; *Eudorylaimus* sp. 1 j; *Mermithidé.*

S 13 Mêmes conditions. Sondage E.
Plectus parietinus, 1 ♀, 1 j; *Prismatolaimus (? dolichurus)* 1 ♀; *Tobrilus (? allophysis).*

S 17 3.VIII.1963. Eau de « lessivage » de sables récoltés en aval d'un (névé ?) champ de neige d'environ 300 m sur 250 m, au faîte d'une des sommités du Mont Akka. Temp.: 2,4° C.
Plectus parietinus 7 ♀♀; *Eudorylaimus husmanni* 5 ♂♂, 1 ♀; *Enchodelus irregularis* 3 ♀♀; *Mylonchulus longus* 3 ♀♀, 3 jj.

S 20 7.VIII.1963. Rive sabloneuse du lac Pätsaure, près Saltoluokta. Sables grossiers et micropséphites. Temp.: 12,3° C (HUSMANN et TESCHNER, 1970, fig. 4).
Débris divers...

S 21 13.VIII.1963. Lessivage du substrat selon méthode HUSMANN et TESCHNER (1970, p. 243). Eaux d'écoulement des pentes, à environ 600 m de la station Kebnekaise-Fjäll, le long du chemin qui conduit de la station de Fjäll au lac Paittas jarvi (HUSMANN et TESCHNER, 1970, p. 243). Temp.: 7,7° C.
Plectus parietinus 1 j; *Tobrilus* sp. sp. abîmés, 8 ♀♀; *Eudorylaimus lindbergi* 2 ♀♀.

LISTE DES ESPÈCES

Pages

Rotylenchus fallorobustus Sher 1965

(= *Rotylenchus robustus* Goodey et Seinhorst 1960)

3 ♀♀.

L: 1150-1200; a: 19-20; b: 6-7,5; c: 50-52; V: 53-55%; dard 1: 17 µ; dard 2: 20 µ; dard total: 37 µ; bouton basal rond, à peine déformé vers l'avant; cuticule annelée, aux anneaux de 1,5 µ; champ latéral à 4 incisures, non quadrillé dans la région caudale; phasmides à 2-3 anneaux en avant de l'anus; région céphalique à peine distincte du corps, hémisphérique, à plus de six anneaux; bulbe œsophagien moyen peu visible (état des préparations ?).

Le corps bourré de granulations sphériques de 2-4 µ, empêche un examen détaillé des gonades; vulve petite; utérus pénétrant jusqu'au milieu du corps, très étroit, en massue à l'extrémité intérieure, semblant porter, chez tous mes exemplaires, deux formations chitineuses très apparentes, dans la partie élargie en massue; gonades noyées dans la masse des granulations; pas de spermathèque décelable; queue courte, arrondie, égale aux 2/3 de la largeur anale.

En tenant compte de la mise au point de SHER, 1965, en comparant également avec les exemplaires de mon travail de 1968, vus par LOOF, 1958, on arrive à *R. fallorobustus*.

Au cas, peu probable, où les anneaux céphaliques seraient au nombre de 5 seulement, on pourrait songer à *R. buxophilus* Golden 1956. Un seul détail me chicane: les boutons du dard sont plus ou moins sphériques, alors que SHER, *loc. cit.*, mentionne et dessine des denticulations antérieures, semblables à celles d'*Hoplolaimus* dans sa redescription de *R. fallorobustus*.

Mes exemplaires ne sont pas suffisamment bien conservés pour déceler d'autres caractères spécifiques:

	mihi	*fallor.*	*buxoph.*
L	1150-1200	920-1250	920-1310
a	19-20	20-29	28-38
b	6-7,5	7-8,7	6,4-8,9
c	50-52	44-78	36-48
V %	53-55	52-58	52-58
d_1 µ	17	15	—
d_2 µ	20	20	—
d. total µ	37	35	34-38
boutons	± sphér.	denticulés vers l'avant	sphér.
phasmides	avant anus	avant anus	avant anus
spermath.	o	o	o

R. robustus est à exclure: dard, champ latéral. Prép. S_1 . F_1; S_1 . F_2.

Plectus parietinus Bast. 1865

Là, également, l'union ne règne pas au sein des systématiciens. Pour les exemplaires dont il est question ici, il y aurait deux possibilités, en se basant sur la mise au point de MAGGENTI (1961).

En admettant des lèvres nettes, et une queue n'atteignant pas 6 diamètres du corps à l'anus, on arrive à *P. parietinus* Bast. 1865.

Au contraire, en considérant les lèvres comme peu marquées, une queue n'atteignant pas 4 diamètres du corps à l'anus, on arriverait à *P. assimilis* Bü. 1873. Cette espèce est à éliminer par sa taille.

Enfin, en considérant le léger écrasement des vers dû à une insuffisance de gélatine, donc un diamètre anal exagéré, des amphides très petites, une longueur, en moyenne supérieure à 0,9 mm, une queue n'atteignant pas 6 diamètres du corps à l'anus, on arrive à *P. cirratus*.

Or W. SCHNEIDER (1938), considère *P. cirratus* et *P. parietinus* comme synonymes, pour ne citer que cet exemple.

En me basant sur la redescription de MAGGENTI, en comparant les diverses figures, je pense être dans le vrai en considérant mes vers comme appartenant à l'espèce *parietinus* (forme et dimensions de la queue).

Les caractères, longueur mise à part, coïncident presque exactement chez les vers récoltés dans des biotopes différents.

Prép. n.	S_1 . 17 10.12 6 ♀♀	S_1 13.6 1 ♀	S_1 9.7 1 ♀	S_1 12.5 2 ♀♀	Schweden E . 2.7 1 ♀
L	1320-1450	1320	1160	820-960	910
a	16-18	17	19	16	17
b	4,5-5	4,6	4	3,5	3,8
c	11-12	11	12	7,3	8,5
V%	45-53	49	51	49	54
lèvres	± nettes	id.	id.	id.	id.
amph.	à 1 l de l'avant	id.	id.	id.	id.
queue/an.	3-4	3	3-4	3	3-4

an = diam. à l'anus; l = largeur labiale.

La valeur de c chez les petits exemplaires correspond aux relations mises en évidence par MICOLETZKY (1921) entre L et c.

Stations:

E_2 . 7: 1 ♀; S_9 . 7: 1 ♀; S_{12} . 5: 2 ♀♀; S_{13} . 6: 1 ♀, 1 j; S_{17} . 12: 1 ♀; S_{17} . 10: 6 ♀♀; S_{21} . 9: 1 j.

Monohystera sp.

6 ♀♀ en mauvais état.

L: 1120-1600; a: 29-40; b: 3,7-5; c: 5-6,6; V: 63-65%; soies céphaliques égales au 20-33% de la largeur céphalique, au nombre de 6; amphides égales au 1/4-1/5 de la largeur du corps à leur niveau; leur distance de l'avant égale à 1 largeur céphalique; soies cuticulaires rares; distance V-A égale à 1-1,3 longueurs de la queue.

Le mauvais état des vers ne permet pas d'investigations plus poussées.

D'après la dernière mise au point de Juget (1969) on pourrait, en faisant les réserves les plus expresses, songer à *M. lemani* Juget 1969 = *M. dispar* apud Hofmaenner, 1913, nec *M. dispar* Bastian 1865.

Prep.: S 9 . $_2$: 1 ♀; S 9 . $_3$: 2 ♀; S 10 . $_7$: 1 ♀; S 12 . 2 ♀♀.

Prismatolaimus (? *dolichurus* de Man 1880)

1 ♀ abîmée, difficile à déterminer.

L: 1200; a: 70; b: ?; c: ?; V: 45%; œuf de 120 µ.

Prép. S 13.6.1 ♀.

Tripyla glomerans Bast. 1865

23 ♀♀, 2 ♂♂, 6 jj.

D_2 2 ♀♀, 1 j.

♀♀. L: 2680-2960; a: 25; b: 4,6-5,1; c: 6,7-9 (5a); V: 54-55%; denticule à 25 µ de l'avant.

j. L: 1800; a: 24; b: 4,3; c: 7,3. Pas d'ébauche génitale visible.

$D_{4 \cdot 6}$ 6 ♀♀.

L: 2660-2760; a: 24-29; b: 5,5-6; c: 6,5-7,2 (5a); V: 50-53%; G_1: 17%; G_2: 17%; denticule à 25 µ de l'avant.

$D_{6 \cdot 7}$ 6 ♀♀.

L: 2500-2800; a: 20-26; b: 5,1-5,3; c: 7,3-8 (4-5a); V: 53-55%; denticule à 28-30 µ de l'avant.

D_7 1 ♂, 8 ♀♀.

♂. L: 3000; a: 28; b: 5,7; c: 7,2 (5a); spicules: 70 µ; p. acc.: 20 µ, en harpon; papilles génitales très peu apparentes.

♀♀. L: 2600-2750; a: 22-25; b: 5-5,6; c: 7-7,2 (5a); V: 52-54%; G_1: 17%; G_2: 17%; denticule à 25 µ de l'avant; œuf sphérique de 90 µ.

$D_{8 \cdot 2}$ 1 j. abîmé, non mesurable.

E_4 3 jj.

(n=1) L: 1940; a: 22; b: 3,9; c: 5,6 (6-7a). Pas d'ébauche génitale visible.

E 1 ♂ juv ?
L: 2500; a: 22; b: 5,4; c: 7,2; spicules: 70 μ; p. acc. peu nette, de même que les papilles.

$S_{9\cdot3}$ 1 juv.
L: 1540; a: 25; b: 4,5; c: 6,6.

$S_{9\cdot6}$a 1 ♀.
L: 2250; a: 20; b: 5; c: 6,5; V: 51%.

Remarques:

1. Cristalloïdes plus ou moins nombreux.
2. Les soies céphaliques antérieures semblent plus fortes chez le mâle.
3. Les papilles copulatrices des 2 mâles peu apparentes.
4. Ainsi que cela apparaît aussi sur la figure 9a, p. 25, ANDRÁSSY 1967, la région labiale dorsale semble se terminer plus en avant que la région ventrale, ce qui donne parfois l'impression d'une asymétrie de la région antérieure.
5. La pièce accessoire se termine en harpon (*loc. cit.* fig. 9e, p. 25), ainsi que je le fais remarquer également au sujet des mâles récoltés par Husmann dans l'Œtztal. Un fait peut paraître étonnant: dans toutes les figures que l'on retrouve dans la littérature, la pièce accessoire est mince, fusiforme sans crochet (harpon) distal. Et pourtant, suivant les individus, cette formation ne peut pas passer inaperçue.

BRZESKI (1964) s'est livré à une étude systématique du genre *Tripyla*. Il a redonné une description détaillée de *T. glomerans*, mais dans ses figures 3 et 4, il dessine une pièce accessoire qui ne semble pas correspondre à la réalité.

Pour en avoir le cœur net, j'ai réexaminé tous les mâles que je possède, provenant de mes publications de 1963 (Moselle); 1968 (Saale); 1969 (grottes de Suisse); 1972 (Œtztal, à l'impression); 1972 (Saale IV, à l'impression); 1972 (grottes de Roumanie) et partout j'ai retrouvé la même formation, souvent difficile à déceler. La diagnose de *T. glomerans* doit donc être complétée dans ce sens.

Tobrilus

35 ♀♀ en mauvais état, trop transparentes, difficiles à examiner; l'absence de ♂♂ ne facilite pas les choses.

On peut les répartir en 4 groupes:

gr. 1 *Tobrilus* (? *allophysis* St. 1919).
16 ♀♀, caractérisées par une région labiale fortement chitineuse et hyaline, jaune, semblable à ce qui se voit chez certains de mes exemplaires des récoltes HUSMANN, dans l'Œtztal (à l'impression), dont les caractères

numériques coïncident également (stations 26: A_1, D_4, I_5, H_7, O_1, O_8, de l'Œtztal).

(n=8) L: 1650-2620; a: 27-45; b: 3,9-4,5; c: 7,1-9; V: 52-59%; s.c.m.: 33-50%; c.b.: 18-22 μ; p.b.: 2, 25-30 μ; d_1-d_2: 18-22 μ; cr. ?; s.cd.: 0; amphides ?. (s.c.m. = soies céphal. maj.; c.b. = cavité buccale; p.b. = poches buccales; d_1-d_2 = distance entre denticules; s.cd. = soie caudale).
Prép. $S_{9.6}$a; $S_{9.6}$b; $S_{10 \cdot 7}$; S_{13}.

gr. 2 *Tobrilus* (? *steineri* Micol. 1925).
5 ♀♀. Caractères généraux se rapprochant de ceux du gr. 1. Queue un peu plus longue, cavité buccale plus courte, poches buccales plus longues que la cavité, mais n'atteignant pas la longueur de celles du groupe 1; denticules moins espacés.

(n=3) L: 1200-1630; a: 26-32; b: 3,7-4,4; c: 6-7; V: 50%; s.c.m.: 33-40%; c.b.: 12-15 μ; p.b.: 17-18 μ; d_1-d_2: 7-9 μ; cr. ?; amph. ?; soie caudale: 0. On pourrait songer à *T. steineri* Micol. 1925, qui toutefois est plus grand, a des soies plus longues, une queue plus courte.
Prép.: D_3 et D_5.

gr. 3 *Tobrilus* (? *gracilis* Bast. 1865, ? *altherri* Andr. 1959.)
3 ♀♀. L: 1240-1950; a: 25-36; b: 3,7-4,3; c: 6,3-8,5; V: 49-53%; s.c.m.: 30-40%; c.b.: 15-17 μ; p.b.: 12-15 μ; d_1-d_2: 4-5 μ; cr. ?; s. caud.: 0; amphides ?
Avant chitineux comme gr. 1, mais moins prononcé.
Prép.: D_8, E_1, S_9.

gr. 4 *Tobrilus* sp. sp.
11 ♀♀ en très mauvais état, dont on ne peut rien tirer!
Prép.: D_1, $S_{21.5}$, $S_{21.9}$.

En résumé, déterminations (?) laissant planer un très haut degré d'incertitude.

Ironus sp.

E_2. Un jeune, à queue cassée, indéterminable.

Eudorylaimus

La collection comporte 24 individus, dont 7 jeunes indéterminables (S.21.5; E.2.7; S.9.6a-b; S.12.5; S.13.6; S.9.7.). Tous se rapprochent du groupe *carteri*, à l'exception d'un seul qui pourrait être *E. stagnalis*.

Le solde de 17 exemplaires peut être réparti en 3 groupes, différant surtout par la taille, la longueur du dard, la forme et la longueur de la queue. Je ne possède les ♂♂ (5) que d'un des groupes.

	A		B	C
	♀ (2)	♂ (5)	♀ (4)	♀ (6)
L	2040-2600	1800-2100	1620-2100	1300-1820
a	26-37	24-27	30-31	24-33
b	4,3-4,9	4,1-4,5	4,4-4,7	3,6-5
c	33-40	29-50	17-25	18-27
v %	50	—	47-49	45-50
b_1 %	50	50-55	50	50
G_1 %	14	—	8	9
G_2 %	13	—	8	9
lèvres	nettes	nettes	plus ou moins marquées	
dard μ	22	22-24	16-17	18
dard ép. μ	3	3	3	3
dard/lèvres	1,5	1,5	1-1,5	1,3-1,5
dard ouv. %	40	40	40-50	40-50
queue forme	courb. ventr. pointue		rec. ventr. obt.	rec. ventr. obt.
queue/diam. anal.	1	1	3-4	3-4a
rect.	a	—	a	a
prérect.	2a ?	—	1,5-2	2-3a
spicules μ	—	60-65	—	—
spermatoz. μ	—	8-10	—	—
p. access.	—	?	—	—
papilles	—	1+9—13	—	—
fin pap.	—	en face des spic.	—	—

Endorylaimus husmanni n. sp. (fig. 1 a-c).

Groupe A ($S_{9.7}$; $S_{17.12}$)

5 ♂♂, 2 ♀♀.

Dard de 22 μ (1 ex. de 24 μ), mesurant 1,3-1,5 largeurs labiales, épais de 3 μ, ouvert sur les 40% de sa longueur. Région labiale nettement séparée du corps; lèvres nettes; queue de longueur égale au diamètre anal, recourbée ventralement, aciculée. Spicules de 60 μ, papilles dont la série se termine en face des spicules, près de la papille préanale; leur nombre égal à 1 + 9 — 13.

On connaît actuellement environ 160 espèces d'*Eudorylaimus*.

Après de multiples comparaisons et éliminations on aboutit, quelle que soit la voie suivie, toujours aux mêmes espèces: *E. alpinus* Steiner 1914, *holdemani* Andr. 1959, *perspicuus* Andr. 1958, *andrássyi* Meyl 1955 (=*E. sp.* Andr. 1952).

E. holdemani peut être éliminé: dard de 27 μ, utérus profond, queue non, ou à peine recourbée ventralement, spicules de 72 μ.

E. perspicuus a des lèvres soudées, un dard de 18-19 μ, un utérus profond, des papilles au nombre de 1 + 9.

Resteraient *E. alpinus, andrássyi* dont les caractères sont comparés à ceux de mes exemplaires au tableau p. 891.

A noter que MEYL (1960) note l'analogie existant entre les espèces *alpinus* et *andrassyi*. A relever également qu'ANDRÁSSY (1952) donne pour son *E. sp.*

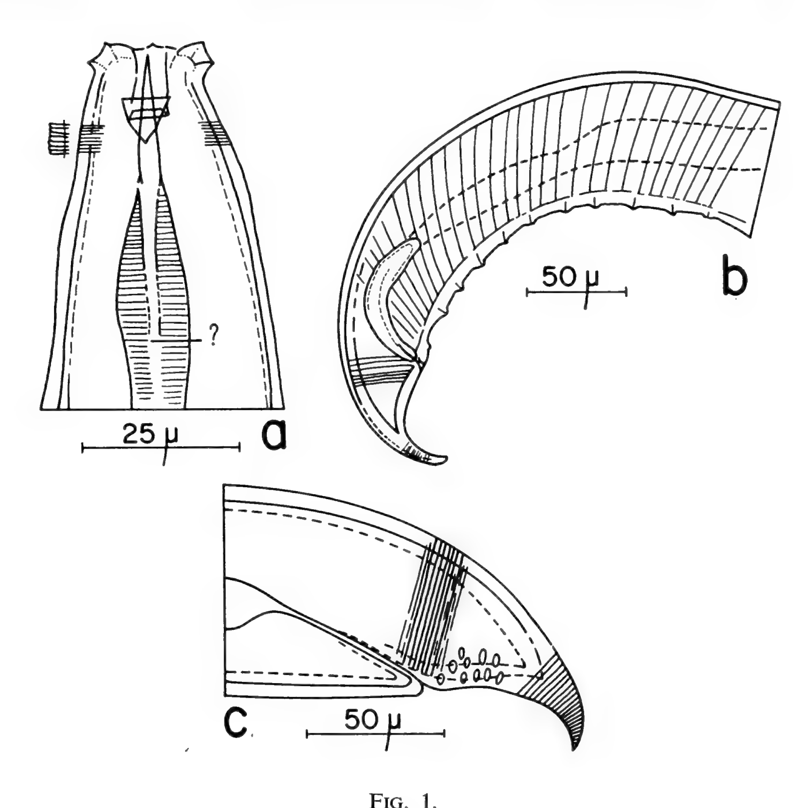


FIG. 1.

Eudorylaimus husmanni n. sp.
a: tête; b: queue ♂; c: queue ♀.

(fig. 6), des spicules de 39 µ, alors que MEYL pour son espèce *andrássyi* dessine des spicules de 60 µ! Il songe (p. 599) à une identité éventuelle entre son espèce et *E. alpinus*. De plus *E. sp.* Andrássy est beaucoup plus petite que l'espèce de MEYL.

Reste *E. alpinus*. Dans mes récoltes au Parc national en 1944 et 1949 (publ. 1952), je croyais avoir retrouvé cette espèce, dont la femelle était inconnue. Les 5 ♂♂ et les 2 ♀♀ que j'ai actuellement sous les yeux appartiennent-ils à cette même espèce ? Un nouvel examen de mes préparations du P.N., et la comparaison de ces exemplaires avec ceux dont il est question ici m'inspirent certains doutes... Le tableau p. 000 permet de se rendre compte des analogies et des différences. Tout semble concorder, sauf la longueur du dard par rapport à la largeur labiale;

	mihi		*alpinus* Steiner 1914	*alpinus* Altherr 1950-1952		sp. Andrássy 1952		*andrássyi* Meyl 1955	
	♂	♀	♂ (Meyl 1960)	♂	♀	♂	♀	♂	♀
L	1800-2100	2040-2560	2200	1800-2200	2200	1162	1290-1336	1800-1900	2180-2190
a	24-27	26-37	22	22-28	29	29	21-26	27-31	29-33
b	4,1-4,5	4,3-4,9	3,8	3,7-4,7	4,1	4,1	4,2-4,4	5,1-5,5	5,3-6
c	29-50	33-40	51	44-47	43	34,6	27-29	35-38	36-41
V %	—	50	—	—	52	—	53	—	45-47
b_1 %	50-55	50	45 %	44-47	47	60	60	48-50	48-50
G_1	—	14	—	—	20	—	—	—	20
G_2	—	13	—	—	14	—	—	—	25
dard μ	22/3	22/3	21	22/3	22/3	?	?	17-18	17-18
dard ouv. %	40	40	30	50	50	?	?	30	30
dard/lèvres	1,3-1,5	1,5	1	1,2	1	?	?	1	1
lèvres	nettes	nettes	nettes	nettes	nettes	?	?	nettes	nettes
queue, forme	rec. ventralement très pointue, en crochet		peu rec.	peu rec. arrondie	peu rec. arrondie	peu rec. arrondie	peu rec. arrondie	rec. ventr. pointue	rec. ventr. pointue
queue/a		a	a	—	a	a	a	> a	> a
rect.	—	a	—	—	a	—	—	—	a
prérect.	?	2a ?	—	?	3a	—	—	—	2a
spicules μ	60-65 peu chit.	—	1,5a	65 (1,5a)	65	39	—	60	—
spermatz. μ	8	—	—	?	?	—	—	—	—
p. access. μ	?	—	petite	fine, 18	—	petite	—	petite	—
papilles	1+9—13	—	1+14	1+12—13	—	1+12	—	1+11—12	—
« saccates bodies »	?	?	o	o	o	o	o	o	o
anneau-guide	simple		simple			?	?	double ?	

mes exemplaires ont une queue plus recourbée, en crochet, pointue; le nombre des papilles préanales semble plus faible chez mes exemplaires. Je n'ose donc assimiler ceux-ci à l'espèce *alpinus*.

Qu'en est-il de l'espèce *andrássyi* ? Là encore, les caractères semblent coïncider dans leur ensemble. *E. andrássyi* a un œsophage plus court; une vulve plus en avant (?), un dard plus court, à plus grande ouverture, avec une longueur égale à la largeur labiale. Chez mes exemplaires la queue ne dépasse pas le diamètre anal; la tête est nettement distincte du corps. Quant à l'anneau-guide de l'espèce de comparaison, le doute subsiste. La question de cet anneau n'avait pas encore été suffisamment éclaircie.

Je crois plus prudent, toutefois, de ne pas assimiler mes exemplaires à l'espèce *andrássyi*.

Pour les données numériques, se reporter aux tableaux pp. 889 et 891.

Corps moyennement élancé; cuticule finement striée transversalement; son épaisseur de 1,5 μ en avant, de 1,5 μ vers le milieu, de 3-4 μ à la queue; région labiale nette, plus ou moins anguleuse, aux papilles bien visibles; sa largeur égale au 1/4 du corps au cardia; amphides peu nettes, probablement très en avant et très larges; dard de 22 μ sur 3, ouvert sur les 40% du corps; sa longueur égale à 1,3-1,5 fois la largeur céphalique; anneau guide très fin, en avant; partie basale du dard peu visible; renflement œsophagien vers le milieu de la distance lèvres-cardice; anneau nerveux ?; cardia conique-arrondi, petit.

Vulve vers le milieu du corps, transversale, chitineuse; utérus peu profond; gonades masquées par un amas de granulations sphériques de 1,5 μ (parasites ?); repli des gonades égaux à la moitié de la branche principale; spermatozoïdes ? Rectum égal au diamètre anal; prérectum peu net (1-2a); queue nettement recourbée ventralement, pointue, de longueur égale à celle du diamètre anal ou un peu plus longue; papilles ?; la face ventrale porte des formations sous-cuticulaires rappelant fortement les « saccate-bodies » d'*Enchodelus*. Il ne semble pas qu'il s'agisse là d'un artefact, car tous les exemplaires, mâles et femelles en sont pourvus.

Spicules peu chitineux, aux contours mal définis, massifs proximalement, mesurant 60 μ, soit 1,5 fois la longueur de la queue; à part la papille anale, 9-13 papilles copulatrices; la série des papilles est à peine séparée de la préanale, et les 3 dernières sont en face des spicules; leur série débute à environ 200 μ de l'anus; 2 papilles caudales subdorsales.

Type ♂: Prép. S.17.12, parmi d'autres espèces.
Type ♀: Prép. S.17.12, mêmes conditions.
Paratypes ♂: idem.
Paratype ♀: S.9.7.

Je dédie cette espèce au Dr S. Husmann, Schlitz.

Eudorylaimus lindbergi Andr. 1960

Groupes B et C.
B: 4 ♀♀, 1 j.
C: 5 ♀♀, 1 j.

Au début, je pensais avoir à faire, ici, à deux groupes différant par des dards plus ou moins longs (16-18 μ) et des queues variables (2-4a). Un nouvel examen (matériel transparent, conservé) a permis de les considérer comme appartenant à une seule et même espèce. Tout au plus pourrait-on relever que les lèvres sont plus ou moins anguleuses, plus ou moins séparées du corps. Ce caractère dont Andrássy (1959, p. 217) tient compte pour établir sa clef dichotomique me paraît insuffisamment marqué pour être valable.

Pourraient entrer en ligne de compte: *E. lindbergi* Andr. 1960, *bombilectus* Andr. 1962, *bombilectoides* Altherr 1965, *paesleri* Andr. 1964, *antarcticus* (Steiner 1916) Yeates, 1970, *consobrinus* (de Man 1917) Andr. 1959, *perspicuus* (Andr. 1958) Andr. 1959, *Andrássyi* Meyl 1955. Toutes ces espèces sont à éliminer, à l'exception d'*E. lindbergi.*

Les divergences reposent sur la longueur du dard, les valeurs de b et de c, la forme et les dimensions de la queue, la chitinisation plus ou moins nette de la vulve, entre autres.

Par contre, mes exemplaires concordent pratiquement avec *E. lindbergi.* Suivant l'état de conservation l'élargissement œsophagien est plus ou moins net; la vulve de mes exemplaires est un peu plus en arrière, et très peu chitinisée comme chez *E. lindbergi.* Le rapport dard/lèvres peut varier entre 1 et 1,5 suivant l'état de conservation de la région labiale.

Pour les valeurs numériques et autres détails, se reporter au tableau p. 00, groupes B et C.

Préparations et stations:
S.9.7: 4♀♀; S.10.6a: 2 ♀♀; S.10.1: 1 ♀; S.21.5: 2 ♀♀.

Aporcelaimellus microhystera Alth. 1972

1 ♀. L: 2400; a: 17; b: 4,2; c: 70; V: 50%; b_1: 50%; G1 (peu net): 10%; G_2: 14%.

Corps massif; cuticule striée transversalement, épaisse de 3 μ à la tête, de 6 μ à la vulve, de 7-8 μ à la queue; champ latéral étroit; lèvres nettes, aux papilles proéminentes; leur largeur égale au 1/6 du corps au cardia; amphides duplex; pas d'anneau-guide; dard long de 22 μ sur sa face ventrale; face dorsale chitineuse de 10 μ; ouverture: 66% de la face ventrale; sa longueur égale à la largeur labiale; cardia avec disque.

Vulve nette, chitineuse, profonde de 12 μ; pas de formations cuticulaires pré- et postvulvaires; utérus peu profond, égal au 1/4 du corps; gonades mal délimitées.

Diamètre du corps à l'anus: 60 μ; queue obtusément conique, de 30 μ (½ diam. an), avec léger renfoncement dorsal, terminal; papilles ?; rectum égal au diamètre anal; prérectum de même longueur ? (mal délimité).

Une ou deux paires de papilles caudales; rectum égal au diamètre anal; prérectum difficilement décelable, sur un seul exemplaire, bourré de granulations.

Une fois de plus, on arrive au groupe *obtusicaudatus*, où les espèces *obtusicaudatus*, *obscurus*, *obscuroides* et *microhystera* sont fort difficiles à séparer l'une de l'autre. Espèces véritables ? Variabilité très forte ? La révision du genre seule le dira.

En ce qui concerne la femelle dont il est question ici, elle est absolument identique à celle d'*A. microhystera* n. sp. des récoltes Husmann dans l'Œtztal. (Travail à l'impression, juin 1972.)

Préparation: S.δ

Paractinolaimus sp.

Stat. β: 1 région antérieure, juv.
Stat. γ: 1 ex. jeune, en pleine mue.

Enchodelus irregularis n. sp. (Fig. 2 *a-c*)

Dans cette même préparation S.17.12, de même que dans la préparation S.17.1, se trouvent trois femelles qui frappent immédiatement par l'irrégularité de leur corps: renflement net à la hauteur du cardia, amincissement dans la région du prérectum, région médiane plus ou moins cylindrique; on pourrait songer à un artefact, mais il paraît curieux, tout de même, que les 3 ♀♀, du même biotope, présentent ce caractère. La queue est intermédiaire entre la forme cylindrique et subconique et se termine par une extrémité largement hémisphérique; elle porte les « saccate-bodies » caractéristiques du genre; ces formations se retrouvent même en avant de l'anus.

Je n'arrive à les assimiler à aucune des espèces connues, pour autant que ma bibliographie soit complète. Elles se rapprochent le plus d'*E. teres* Th. 1939; mais elles en diffèrent par une taille plus grande, un corps irrégulier, une vulve plus en avant, un œsophage plus court, un prérectum plus long, une queue plus massive, nettement moins conique.

(n=3) L: 1850-2000; a variable: 22-37 pour un même exemplaire; b: 7-7,3; c: 55-60; b_1: 50%; V: 41-45%.

Corps irrégulier. Diamètres: à la base du dard, 21 μ; au cardia: 58-60 μ puis 75-90 μ; au milieu: 75-100 μ; région du prérectum 60, puis 50 μ; anus: 25-33 μ; cuticule de 3-4 μ, finement striée transversalement; lèvres nettes, légèrement séparées du corps; leur largeur égale au 1/5-1/6 du corps au cardia; dard mince, de 20 μ de long sur 1-1,5 μ d'épaisseur; son ouverture petite; sa longueur égale à 1,7-2 fois la largeur labiale; sa partie basale peu marquée, mesurant 30 μ (?); anneau-guide très délicat, apparemment simple; amphides très en avant, leur largeur égale aux 3/4 de la tête.

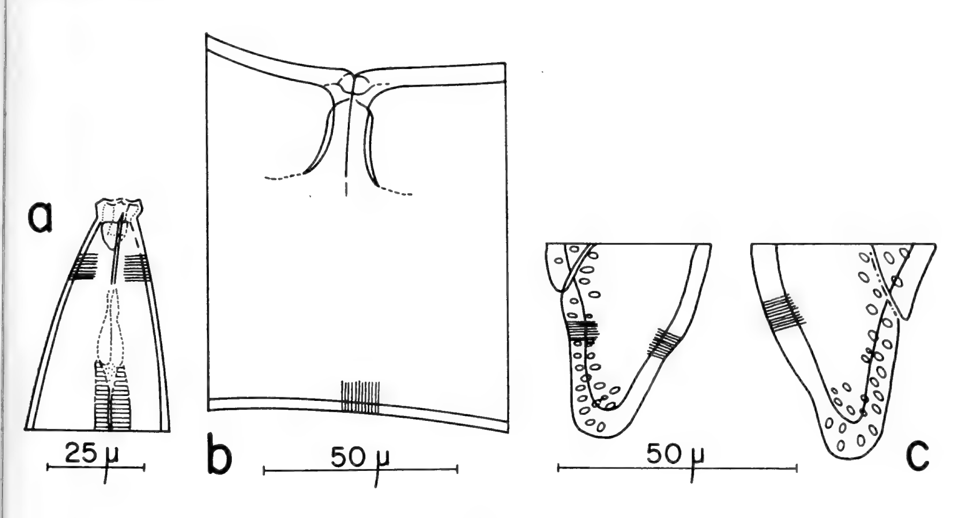


FIG. 2.

Enchodelus irregularis n. sp.
a: tête; b: vulve; c: queue ♀.

Vulve petite, chitineuse; utérus étroit, hyalin, pénétrant au 1/3 du corps; gonades symétriques, la postérieure un peu plus longue que l'antérieure (G_1 et G_2: 16-18 et 17-20%); pas de spermatozoïdes visibles; œufs de 75 μ.

Rectum égal au diamètre anal; prérectum de longueur triple; queue massive, lourde, largement conique, presque sub-cylindrique, largement arrondie aussi; sa longueur égale à 1-1,2 diamètre à l'anus; « saccate-bodies » abondants, même avant l'anus; pas de papilles visibles.

Type ♀: S.17.12, ex. de gauche.

Paratypes: S.17.12 (ex. de droite) et S.17.1.

Labronema magnum n. sp. (Fig 3 *a-c*)

De toutes les espèces à lèvres distinctes de taille supérieure à 2 mm [*L. pacificum* (Cobb 1906), Th. 1939, *ferox* Th. 1939, *varicaudatum* (Th. 1929) Th. 1939,

fimbriatum Th. 1939, *uniforme* Th. 1939, *czernowitziensis* (Micol. 1922) Th. 1939, *alticolum* (Hofm.-Menz. 1914) Th. 1939, *hyalinum* (Th. & Sw. 1936) Th. 1939, *corii* (Lieberm. 1928) Andr. 1960, *paesleri* Paetzold 1955, *fluviatilis* Alth. 1958, *goodeyi* Altherr 1972 (à l'impression, récoltes Delamare-Deboutteville aux U.S.A.,)

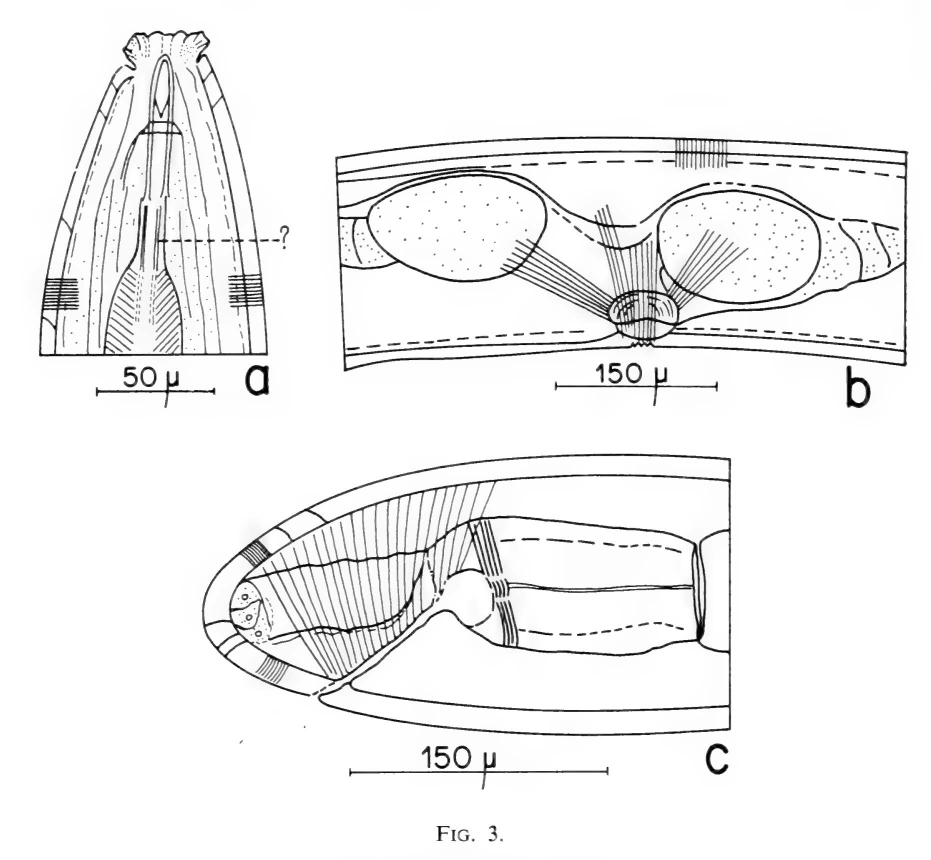


FIG. 3.

Labronema magnum n. sp.
a: tête; b: région utérine; c: queue ♀.

stechlinensis Altherr 1968] aucune n'atteint la taille de mes exemplaires, aucune ne possède un dard aussi long. Il s'agit bien ici d'une espèce nouvelle, dont malheureusement le mâle n'est pas connu.

(n=2) ♀♀. L: 4700-4900; a: 25-27; b: 4,1-4,6; c: 92-100; V: 50%; b_1: 45-50%.

Corps massif; cuticule finement striée en profondeur; son épaisseur de 4-5 µ dans la région céphalique, de 7 µ vers le milieu du corps, de 8-10 µ à la queue; pas de stratification apparente; champ latéral 1/5; région labiale égale au 1/5 du corps au cardia, nettement distincte du corps; papilles ne rompant pas leur profil; dard de 60 µ, large de 6-8 µ, ouvert sur les 3/8 de sa longueur; partie basale de

45 μ ?; anneau-guide très fin, double ?; amphides en fente large, derrière les lèvres; renflement œsophagien net, vers le 50%; anneau nerveux vers le 30% de la distance lèvres-cardia; cardia peu marqué.

Vulve massive longitudinale, fortement chitineuse; pas d'organes sensoriels de part et d'autre de la vulve; utérus pénétrant jusqu'au milieu du corps, à forte musculature radiaire; gonades courtes, l'antérieure égale aux 16% du corps, la postérieure aux 14%, les replis respectivement de 13 et 12%; œufs de 150 μ, peu nombreux (resp. 1 et 2 par femelle); spermatozoïdes ?

Rectum égal au diamètre anal; prérectum égal à 1,5-1,7 diamètres; entre rectum et prérectum, valve sphérique; queue hémisphérique à obtusément conique, égale à la moitié de ce diamètre; non stratifiée, striée radiairement, musculature anale forte; papilles dorsales (2 paires ?) et ventrales (2 paires ?) difficiles à déceler, extrêmement fines.

Type: S/9. Nem. 2.b.

Paratype: même préparation.

Mononchus truncatus Bast. 1865

D_1 2 ♀♀ juv.
L: 1630-1640; a: 24; b: 3,4-3,5; c: 7; V: 54%; L.cb.: 45 μ; l.cb.: 22 μ; apex dent: 66%; queue: 220 μ; pore terminal.

D_3 2 ♀♀.
L: 2100; a: 23-28; b: 3,7-3,9; c: 8-9; V: 56-58%; L.cb.: 52-60 μ; l.cb.: 28-30 μ; queue: 220-260 μ; pore terminal.

E_1 4 jj mauvais.
L: 1540; L.cb.: 35 μ; l.cb.: 23 μ.

E_3 5 jj en mauvais état.
L: 1400-1720; a: 28-30; b: 3,3-4; c: 8,2-8,5; queue: 180-200 μ.
La femelle de 1720 μ ne porte pas trace de V.

S_1 Un jeune abîmé. Non mesurable.
Les lèvres, dans les ex. aplatis, portent une structure longitudinale fibrillaire comme fig. 4a, M. longus ($E_{1.5}$, D_3).

Jotonchus sp.

E_3 2 jj indéterminables.
L: 1470; a: 32; b: 3,4; c: 6; L.cb.: 37 μ; l.cb.: 23 μ.

Mylonchulus longus n. sp. (Fig. 4 *a-b*)

3 ♀♀, 3 jj.

♀♀ L: 2380; a: 22-23; b: 3,5-3,6; c: 30-36; V: 65-69%; prof. cav. bucc. (sans vestibule): 40-45 µ; largeur: 30 µ; apex dent: 80%.

jj L: 2390-2460; a: 22-26; b: 3,7-3,9; c: 31-39; V (ébauche): 65%.

L'usage des clés de détermination de Cobb (1917 et 1924), Micoletzki (1921), W. Schneider (1938), Andrássy (1959), Mulvey (1961 et 1967) ne conduit à aucun résultat satisfaisant.

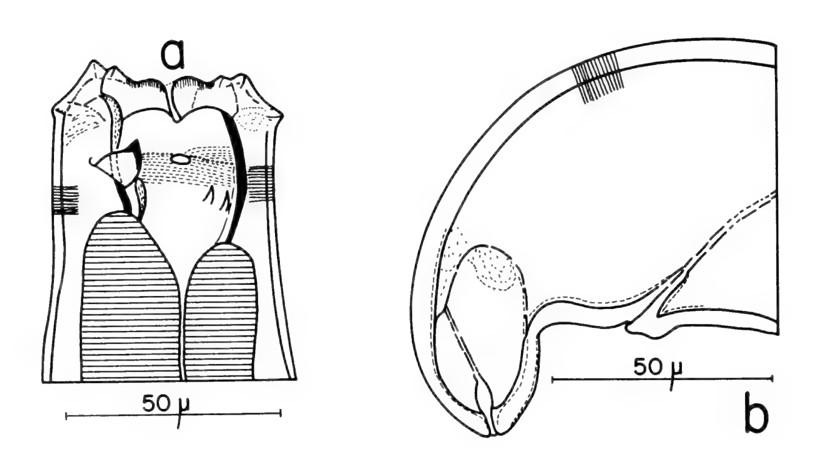


Fig. 4.

Mylonchulus longus n. sp.
a: tête; b: queue ♀.

D'un tableau récapitulatif, comprenant 37 espèces (compte non tenu des synonymes et comprenant deux espèces nouvelles actuellement à l'impression), il est impossible de tirer quelque chose de valable. On finit, une fois de plus, par tourner autour des espèces *incurvus* Cobb 1917, *polonicus* Stef. 1915, *lacustris* Cobb 1917, *montanus* Th. 1924, *brachyuris* (Bü. 1873) Alth. 1953, *hawaiiensis* (Cassidy 1931) Andr. 1958, *curvicaudus* Mulwey et Jensen 1967, *boveyi* n. sp. 1972 (à l'impression).

Toutes ces espèces ne sont pas admises par les auteurs; certaines ont été synonymisées; les caractères spécifiques, on ne le dira jamais assez, sont jugés de manière fort subjective (forme de la queue, position du pore terminal, denticules de la base de la cavité buccale, listes réfringentes plus ou moins nettes avant et après les rangées transversales des denticules, profondeur de la cavité buccale, mesurée avec ou sans le vestibule...)

Aucune des espèces de comparaison n'atteint cette taille; de même, aucune n'a une cavité buccale si grosse; la striation basale de la cavité buccale est à peine perceptible; la queue est beaucoup plus massive que celle de toutes les autres espèces. Il ne semble pas y avoir de denticules subventraux à la base de la cavité, par contre, il semble y en avoir immédiatement après la rangée des denticules; il n'y a pas de listes réfringentes avant et après ces mêmes rangées.

D'après la forme de la queue, on pourrait songer à *M. incurvus*, dont le pore caudal est plus ou moins subterminal, sans compter les autres différences.

Enfin, une fois de plus l'union ne règne pas au sujet des espèces très voisines *incurvus*, *hawaiiensis*, *polonicus*, *montanus* et *lacustris*.

Je préfère donc décrire.

Corps massif, épais; cuticule de 2 µ, très finement striée transversalement; région céphalique égale à la moitié du corps cardia, non séparée du corps; papilles nettes, anguleuses, proéminentes; le bord antérieur de la tête très finement limité en « peigne », comme chez *Mononchus truncatus* ($E_{1.5}$, D_3); vestibule oral profond de 7-8 µ; cavité buccale profonde de 40-45 µ, large de 30 µ, à parois faiblement chitineuses; amphide à l'apex de la dent dorsale; celle-ci massive, de 9 µ, large à la base de 8 µ, à pointe légèrement recourbée dorsalement; l'extrémité de la dent semble plus chitineuse que le reste, à la façon d'un capuchon; rangées de denticules au nombre de 8, sans liste réfringente à l'avant ou à l'arrière (la ♀ S_1 17.12 semble porter une de ces listes, en avant des denticules, mais très peu apparente); denticules subventraux immédiatement après les denticules; anneau nerveux ?; cardia non tuberculé.

Vulve aux 65-69%, très faible, pénétrant à peine au 1/6 du corps; gonades peu marquées (l'antérieure de 13%, la postérieure de même longueur); pas de spermatozoïdes; organes sensoriels peu apparents, à 50-60 µ avant et après la vulve.

Rectum court (50% de la largeur du corps à l'anus); lèvre antérieure de ce dernier proéminente; queue massive, fortement recourbée ventralement, mais non digitée; courbure dorsale régulière, courbure ventrale presque à angle droit; extrémité large, arrondie, pore terminal, précédé d'un renflement; canalicule incurvé dorsalement; il semble qu'il y ait une ampoule hyaline dans la seconde moitié de la queue; pas de papilles caudales apparentes.

Type ♀: S_1. 17.10.

Autres préparations: S_1 17.12 (♀); S_1 17.2 (♀).
S_1 17.10 (j); S_1 17.2 (j); S_1 17.12 (j).

Résumé

Détermination de Nematodes de Suède, en relation avec un essai de classification de divers biotopes.

Description des espèces nouvelles suivantes:

Eudorylaimus husmanni
Enchodelus irregularis
Labronema magnum
Mylonchulus longus

Summary

The nematodes of Sweden are listed. The attempt had been made to classify the different biotopes in relation to the occuring species.

Four species of nematodes are described as new.

Zusammenfassung

Es wird eine Liste der Nematoden Schwedens vorgelegt in Verbindung mit einem Versuch, die verschiedenen Biotope nach den auftretenden Arten zu klassifizieren.

Vier Nematodenarten werden als neu beschrieben.

BIBLIOGRAPHIE

Comme précédemment, et afin d'alléger une liste bibliographique assez longue, je cite, pour mémoire, les ouvrages de base, désormais classiques, de détermination ou de référence:

Bastian (1865), Bütschli (1873), de Man (1884), Micoletzki (1921, 1925), Thorne et Swanger (1936), W. Schneider (1938), Thorne (1939), Hopper et Cairns (polycopie, 1958), A. H. Meyl (1960), A. C. Tarjan (1960), A. D. Baker (1962), T. Goodey (2e édition revue par J. B. Goodey, 1963).

Altherr, Edm. 1952. *Les Nématodes du Parc national suisse. Résultat des recherches scientifiques entreprises au Parc national suisse.* III (N. s.) 26: 315-356.

— 1963. *Nématodes des sols forestiers subalpins du Val Dischma (GR).* Bull. Soc. vaud. Sci. nat. 68 (312): 333-349.

— 1965. *La faune des sables submergés des rives du Rhin près de Krefeld. Nématodes.* Gewässer und Abwässer. 39/40. Bagel, Düsseldorf: 80-101.

ALTHERR, EDM, 1968. *Nématodes de la nappe phréatique du réseau fluvial de la Saale (Thuringe) et psammiques du Lac Stechlin (Brandebourg du Nord).* Limnologica, Berlin 6 (2): 247-320.

ANDRÁSSY, J. 1952. *Freilebende Nematoden aus dem Bück-Gebirge.* Ann. hist. nat. Mus. nat. hung., S. n. 2: 13-65.

— 1958 *a. Erd- und Süsswassernematoden aus Bulgarien.* Acta zool. hung. 4 (1-2): 1-88.

— 1958 *b. Über das System der Mononchiden.* Ann. hist. nat. Mus. nat. hung., S. n. 9: 151-171.

— 1959 *a. Dorylaimus holdeman n. sp., eine neue Nematodenart aus Bulgarien.* Opusc. zool. Bpest. 3 (1): 13-17.

— 1959 *b. Taxonomische Übersicht der Dorylaimen (Nematoda).* I. Act. zool. hung. 5 (3-4): 191-240.

— 1959 *c. Die Mundhöhlentypen der Mononchiden und der Schlüssel der Mylonchulus Arten (Nematoda).* Opusc. zool. Bpest. 3 (1): 3-11.

— 1960 *a. Taxonomische Übersicht der Dorylaimen (Nematoda).* II. Act. zool. hung. 6 (1-2): 1-28.

— 1960 *b. Einige Nematoden aus Afghanistan.* Opusc. zool. Bpest. 4 (1): 3-14.

— 1962. *Neue Nematoden aus Ungarn.* II. Opusc. zool. Bpest. 4 (2-4): 21-33.

— 1964 *a. Dem Andenken Fr. Paeslers.* Opusc. zool. Bpest. 5 (1): 3-9.

— 1964 *b. Ein Versuchsschlüssel zur Bestimmung der Tobrilus-Arten.* Ann. Univ. scient. Bpest. Rolando Eötvös Sect. Biol. 7: 3-18.

— 1964 *c. Süsswassernematoden aus den Gebirgsgegenden Ostafrikas.* Act. zool. hung. 10 (1-2): 1-59.

— 1967. *Nematoden aus interstitiellen Biotopen Skandinaviens, gesammelt von P. H. Enckell (Lund).* I. Opusc. zool. Bpest. 7 (2): 3-36.

— 1968. *Fauna paraguayensis. 2. Nematoden aus den Galeriewänden des Acaray-Flusses.* Opusc. zool. Bpest. 8 (2): 167-315.

— 1969. *Taxonomische Übersicht der Familien Prodorylaimidae n. fam. und Dorylaimidae de Man 1876.* Opusc. zool. Bpest. 9 (2): 187-233.

BRZESKI, M. 1964. *Revision der Gattungen Tripyla und Paratrypila n. gen.* Ann. zool. Warsz. 12 (7): 157-178.

COBB, N. A. 1917. *The Mononchs. A genus of free-living predatory Nematodes.* Soil Sci. 2: 129-184.

GOODEY, J. B. and J. W. SEINHORST. 1960. *Further observations and comments on the identity of Rotylenchus robustus (de Man, 1874) Filipj, 1934, with a redescription of a proposed neotype and a new definition of Rotylenchus goodeyi.* Nematologica 5: 136-148.

HEYNS, J. 1965. *On the morphology and taxonomy of the Aporcelaimidae, a new family of Dorylaimoid Nematodes.* Entomology Mem. Dep. agric. tech. Serv. Repub. S. Afr. 10: 1-51.

HOFMÄNNER, B. und R. MENZEL. 1915. *Die freilebenden Nematoden der Schweiz.* Rev. suisse zool. 23 (5): 109-243.

HUSMANN, S. 1966. *Versuch einer ökologischen Gliederung des interstitiellen Grundwassers in Lebensbereiche eigener Prägung.* Arch. Hydrobiol. 62 (2): 231-268.

— und TESCHNER DIETRICH. 1970. *Ökologie, Morphologie und Verbreitungsgeschichte subterraner Wassermilben (Limnohalacaridae) aus Schweden.* Arch. Hydrobiol. 67 (2): 242-267.

JAIRAJPURI, M. S. and P. A. A. LOOF. 1967. *On some species of Enchodelus Thorne 1939 from India (Nematoda: Dorylaimidae).* Nemotologica 13 (4): 501-508.

JUGET, J. 1969. *Descript'on de quelques formes rares ou nouvelles de Nématodes libres du bassin du Léman.* Bull. Soc. vaud. Sci. nat. 70 (329): 141-173.

LOOF, P. A. A. and M. OOSTENBRINK. 1958. *Die Identität von Tylenchus robustus de Man.* Nematologica 3 (1): 34-43.

MAGGENTI, A. R. 1961. *A revision of the Genus Plectus (Nematoda, Plectidae).* Proc. helminth. Soc. Wash. 28 (2): 139-166.

MEYL, A. H. 1955. *Freilebende Nematoden aus binnenländischen Salzbiotopen zwischen Braunschweig und Magdeburg.* Arch. Hydrobiol. 50 (3-4): 568-614.

MULWEY, R. H. 1961. *The Mononchidae: A family of predaceous Nematodes. 1. Genus Mylonchulus (Enoplida, Mononchidae).* Can. J. Zool. 39: 665-696.

— 1963. Idem. *4. Genus Jotonchus (Enoplida, Mononchidae.* Can. J. Zool. 41: 80-98.

— 1967. Idem. *6. Genus Mononchus (Enoplida, Mononchidae.* Can. J. Zool. 45: 915-940.

— and H. J. JENSEN. 1967. *The Mononchidae of Nigeria.* Can. J. Zool. 45: 667-727.

SHER, S. A. 1961. *Revision of the Hoplolaiminae (Nematoda). I. Classification o fnominal genera and nominal species.* Nematologica 6 (2): 155-169.

— 1963. Idem. *II. Hoplolaimus Daday 1905 and Aorolaimus n. gen.* Nematologica 9 (2): 267-294.

— 1965. Idem. *V. Rotylenchus Filipjev 1936.* Nematologica 11 (2): 173-198.

THORNE, G. 1924. *Utah Nemas of the Genus Mononchus.* Trans. Am. microsc. Soc. 43-44: 157-171.

— 1964. *Nematodes of Puerto Rico: Belondiroidea new Superfamily, Leptonchidae Thorne 1935, Belonenchidae new family (Nemata, Adenophora, Dorylaimida).* Tech. Pap. agric. Exp. Stn. P. Rico 39: 5-51.

— 1967. Idem. *Actinolaimoidea new Superfamily with a revision of its genera and species with addenda to Belondiroidea.* Ibid. Tech. Pap. agric. Exp. Stn. P. Rico 43: 5-48.

— and B. MALEK. 1968. *Nematodes of the Northern Great Plains. Part. I. Tylenchida.* Agr. exp. station, South Dakota University, Brookings. S.D. 5-111.

YEATES, G. W. 1967. *Studies of Nematodes from dune sands. 3. Oncholaimidae, Ironidae, Alaimidae and Mononchidae.* N. Z. J. Sci. 10 (1): 299-321.

— 1970. *Two terrestrial Nematodes from the McMurdo Sound Region, Antarctica, with a note on Anaplectus arenicola Killick 1964.* J. Helminth. 44 (1): 27-34.

Tome 79, fasc. 2, nº 29, 903-905. — Septembre 1972

Notes on veliids from Venezuela, with the description of a new *Microvelia (Hemiptera)*

By

John T. POLHEMUS
3115 S. York, Englewood, Colo., USA 80110

With 1 figure

Abstract

A small sample of veliids from the Cueva Alfredo Jahn Miranda, Venezuela, contained *Rhagovelia sinuata* Gould and *Microvelia cavernula* n. sp.

Through the kindness of Dr. Bernd Hauser of the Museum of Natural History of Geneva I have been permitted to study a small collection of veliids from the Cueva Alfredo Jahn Miranda in Venezuela.

This collection contained two species of veliids including a new *Microvelia* described below.

I am indebted to Dr. R. C. Froeschner for furnishing information concerning material held in the Drake Collection of the Smithsonian Institution.

For all measurements given in units, 60 units equals 1 mm.

Rhagovelia sinuata Gould

Rhagovelia sinuata Gould 1931. Kans. Univ. Sci. Bull. 20: 42 (type locality, Ecuador).

Bacon (1956) listed this species from Ecuador and Peru, but recently I have

examined specimens from Trinidad and Surinam, thus its occurrence in Venezuela is not surprising.

Material examined: 1 ♀, Venezuela, Cueva Alfredo Jahn Miranda, 21.2.1968, Bordon, Strinati.

Microvelia cavernula n. sp.

Apterous Male: Moderately long, slightly ovate, ground color yellowish brown; marked with brown dorsally on head, posterior 2/3 of pronotum, lateral portions and posterior margins of tergites, genital segments; antenna, legs except for basal portions of femora, brownish; covered with fine pubescence.

Head: Convex above, median furrow inconspicuous, width across eyes 0.43 mm, length 0.33 mm, interocular space 15. Antennal formula I-IV, 11:10:16:23; segment 1 stout, segment 2 semi-stout, segments 3 and 4 slender; all segments with fine pubescence and longer hairs. Rostrum reaching beyond front coxae.

Thorax: Pronotal length 0.25 mm; width across humeri 0.58 mm; mesonotum completely covered by pronotum; metanotum with angles broadly exposed; pronotum slightly convex, coarsely and shallowly pitted, lateral margins broadly rounded, anteriorly convergent. Legs moderately long, covered with pale hairs, fore tibia with short comb (4). Measurements of legs as follows:

	Femur	Tibia	Tarsal 1	Tarsal 2
Anterior	27	22	13	
Middle	30	30	6	10
Posterior	36	40	7	11

Abdomen: Tergite 1 with narrow (1) transverse sulcus bordering pronotum; length of abdominal tergites I-VII, 10:9:8:7:6:8:13; first genital segment protruding from tergite 7 by 0.15 mm, emarginate apically; maximum abdominal width 0.67 mm across tergite 3; connexiva moderately broad (8), slightly raised, lateral margins evenly slightly convex. Abdomen slightly flattened medially on ventrites 6 and 7, slightly depressed laterad from flattened region; segment 7 with a deep excavation posteriorly (fig. 1); genital segments formed as shown in figure 1; parameres not visible.

Apterous Female: Similar to male in general appearance, but with connexiva vertical anteriorly becoming reflexed over ventrites 6 and 7; body somewhat more robust.

Size: Male: Length 1.70 mm; width 0.67 mm. *Female*: Length 1.87 mm; width 0.70 mm.

Material examined: Holotype (♂), Allotype (♀), and paratypes 2 ♂♂, 1 ♀, Venezuela, Cueva Alfredo Jahn Miranda, 21.2.1968, Bordon, Strinati. All material

is deposited in the Museum of Natural History of Geneva, except two paratypes (♂, ♀), which are in the Polhemus Collection.

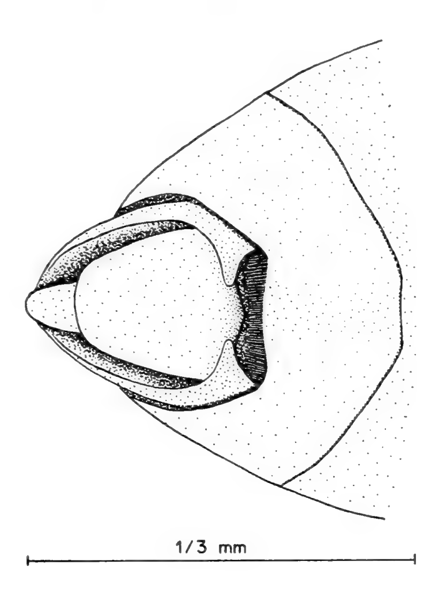


Fig. 1.

Microvelia cavernula n. sp., ventrite 7 and genital segments.

Diagnosis: Microvelia cavernula n. sp. belongs to the group of *Microvelia* in which the pronotum completely covers the mesonotum. It most closely resembles *M. ioana* Drake and Hottes 1952, however the latter differs in having the lateral margins of the pronotum constricted medially whereas in *cavernula* they are evenly rounded. The male of *ioana* is not known, but the deep excavation between ventrite 7 and the genital segments seems to be unique to *cavernula*.

REFERENCES

Bacon, J. A. 1956. *A taxonomic study of the genus Rhagovelia (Hemiptera, Veliidae) of the Western Hemisphere*, Kans. Univ. Sci. Bull. 38 (1): 695-913.

Drake, C. J. and F. C. Hottes. 1952. *New Neogean water-striders of the genus Microvelia.* Bull. So. Calif. Acad. Sci. 51 (2): 63-67.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 907
Tome 79, fasc. 2, n° 30, 907-929. — Septembre 1972

Ragni di Ceylon I. Missione biospeleologica Aellen-Strinati (1970) *(Arachnida, Araneae)*

di

Paolo Marcello BRIGNOLI
Istituto di Zoologia dell'Università di Roma, diretto dal Prof. P. Pasquini.

Con 34 figure nel testo

Il Prof. Dr V. Aellen, Direttore del Museo di Storia naturale di Ginevra, gentilmente volle affidarmi in istudio una collezione di ragni cavernicoli raccolti recentemente da lui stesso e dal Dr P. Strinati durante un viaggio nell'isola di Ceylon. Questa raccolta comprendeva 11 specie, delle quali però 5 rappresentate da soli individui immaturi. Delle 6 rimanenti ben 3 si rivelarono nuove per la scienza: tra queste è particolarmente degno di menzione il primo vero Nesticida della regione orientale. Le altre due nuove specie appartenevano alle piccole famiglie Theridiosomatidae e Mimetidae; date le scarsissime conoscenze esistenti sulle specie orientali di questi gruppi ho ritenuto opportuno pubblicare in questa nota le ridescrizioni basate sui tipi di alcune specie delle stesse famiglie che avevo chiesto in esame per confrontarle con le nuove specie. Ringrazio così il Dr B. Hauser dello stesso Museo di Ginevra per avermi affidato il tipo di *Theridiosoma picteti* Simon, Monsieur M. Hubert (Muséum d'Histoire naturelle, Paris) che mi affidò i tipi di *Andasta semiargentea* Simon, *Mimetus indicus* Simon e *Phobetinus sagittifer* Simon nonchè il Prof. G. C. Varley (Hope Department of Entomology, Oxford) che mi inviò i tipi di *Pholcus ceylonicus* O.P.C.

Salvo contraria indicazione, il materiale oggetto di questa nota è integralmente conservato nelle collezioni del Muséum d'Histoire Naturelle de Genève.

Fam. Oonopidae

Gamasomorpha subclathrata Simon 1907

Grotta di Lunuge, Nalanda, 25.1.70, 1 ♀.

Nota: attribuisco con qualche riserva questa ♀ alla specie di SIMON; questo A., come del resto quasi tutti, non esaminava le vulve degli Oonopidae e si basava esclusivamente su caratteri di validità relativa, come il colore, la forma e l'estensione degli scudi ecc. Delle non poche specie note di Ceylon quest'individuo mi sembra più di tutti corrispondere alla descrizione di *G. subclathrata*; spero che l'esame del materiale endogeo di Ceylon della missione Besuchet-Loebl (a cui mi accingeró in un prossimo futuro) mi permetterà di portare un decisivo contributo alla conoscenza degli Oonopidae di Ceylon e di sciogliere quindi questa riserva. Intanto ecco qualche cenno su questa specie.

Ridescrizione-♀: prosoma rosso bruno, finemente granuloso, dorsalmente convesso con pronunciato declivio. Occhi uguali tra loro, posteriori in una linea a netta concavità posteriore; intervalli tra gli anteriori pari al loro diametro. Clipeo quasi pari agli occhi LA. Sterno ampiamente troncato; gnatocoxe oblique, appena più lunghe del labium. Cheliceri e zampe normali. Scudo dorsale dell'opistosoma arancione, liscio; scudo ventrale normale (per poco non raggiunge le filiere). Filiere circondate da una sottile zona sclerificata. Vulva, v. fig. 3.

Misure (in mm, leggermente approssimate): prosoma lungo 0,64, largo 0,52; opistosoma lungo 0,90. Lunghezza totale: 1,54.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	0,41	0,16	0,34	0,25	0,19	1,35
II	0,41	0,16	0,34	0,25	0,19	1,35
III	0,41	0,16	0,27	0,25	0,19	1,28
IV	0,50	0,21	0,44	0,41	0,21	1,77

N.B.: nella stessa grotta fu anche raccolto un immaturo indeterminabile della sottofamiglia Oonopinae.

Fam. Ochyroceratidae

Merizocera sp.

Grotta di Stripura, Kuruwita, 22.1.70, 1 ○.

Immaturo indeterminabile. Di questo genere sono note di Ceylon *M. cruciata* (Simon) e *M. picturata* (Simon).

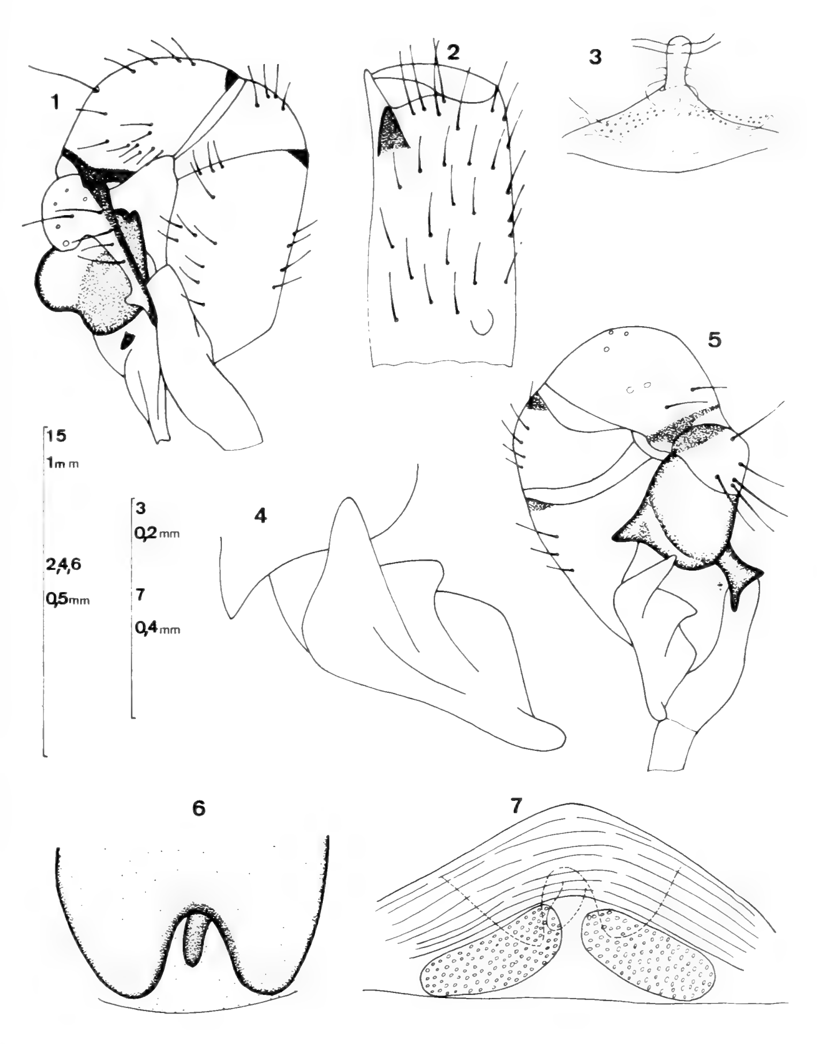


Fig. 1-7

Gamasomorpha subclathrata Simon — Fig. 3: vulva. *Pholcus ceylonicus* O. Pickard Cambridge — Fig. 1, 5: palpo del ♂; fig. 2: chelicero del ♂; fig. 4: estremità del procursus; fig. 6: epigino; fig. 7: vulva.

Fam. Pholcidae

Pholcus ceylonicus O. Pickard-Cambridge 1869

Grotta di Rawanaella, Ella, 16.1.70, 1 ♀.
Grotta di Istripura, Hanguranketa, 19.1.70, 4 ♂♂, 2 ♀♀, 12 ○○.
Grotta di Lunuge, Nalanda, 25.1.70, 1 ○ (determinazione non certa).

Specie di cui esisteva solo la descrizione originale; ad Oxford, nella collezione O. Pickard-Cambridge, esistevano 4 tubetti di questa specie, accompagnati da 2 cartellini, il primo recante « *Pholcus ceylonicus* Cb. Ceylon », il secondo « *Pholcus* Ceylon Nietner »; 3 dei tubetti contenevano solo 1 individuo (2 ♂♂, 1 ○, con in più, certamente per errore, 1 giovane Uloborida), 1 tubetto invece conteneva 1 ♂ e 2 ♀♀. Nella descrizione originale il Pickard-Cambridge cita 2 ♂♂ e 2 ♀♀ raccolte da Nietner; ho preferito quindi considerare solo tipi i 3 individui del quarto tubetto (♂ lectotypus, ♀♀ paralectotypi), visto che è possibile che qualcuno degli altri individui non facesse parte del materiale originariamente utilizzato per la descrizione.

Ridescrizione-♂♀: prosoma normale, regione oculare relativamente elevata, circondata da solchi, fovea toracica indistinta; colore bianchiccio con due ampie zone brune nella zona toracica ai lati della linea mediana. 8 occhi in due file diritte, uguali tra loro, salvo i MA molto più piccoli degli altri (meno della metà); intervallo tra i MA appena inferiore al loro diametro, intervallo MA-LA appena superiore al diametro dei MA, intervallo tra i MP pari a 3/2 del loro diametro, MP accostati ai LP. Sterno con ampia zona scura anteriore, a punta ottusa (separa le IV coxe di meno del loro diametro). Cheliceri del ♂ (v. fig. 2) privi di organo stridulatorio. Palpi del ♂ (v. fig. 1, 5) con trocantere assai sviluppato, procursus breve. Zampe senza peculiarità (femori e tibie bianchicci apicalmente). Opistosoma allungato, isabellino (simile a quello dei *Pholcus* paleartici). Epigino (v. fig. 6) con una fossetta da cui emerge una linguetta; vulva v. fig. 7.
Filiere normali.

Misure di un ♂ (come sopra): prosoma lungo 2,00 (0,50 il clipeo), largo 1,62; opistosoma lungo 4,00. Lunghezza totale: 6,00.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	11,00	0,60	11,20	19,40	2,40	46,60
II	assenti in tutti i ♂♂					
III	6,30	0,60	5,40	8,70	1,20	22,20
IV	8,30	0,60	7,00	11,80	1,50	29,20

Misure di una ♀ (come sopra): prosoma lungo 1,90 (0,40 il clipeo), largo 1,60; opistosoma lungo 4,00. Lunghezza totale: 5,90.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	9,90	0,60	10,30	17,30	2,40	40,50
II	7,50	0,60	7,20	11,50	1,60	28,40
III	5,90	0,60	5,20	8,00	1,30	21,00
IV	8,00	0,60	6,80	10,20	1,40	27,00

Discussione: questa specie è indubbiamente superficialmente simile ai *Pholcus* paleartici, da cui però si distingue per l'alquanto differente conformazione del bulbo (specie per il procursus). E probabile che essa, assieme alla maggioranza dei *Pholcus* orientali debba essere staccata da questo genere. Tornerò in seguito sulla questione, nella mia revisione dei Pholcidae a cui lavoro da qualche tempo. Oscuri sono anche i rapporti tra questa specie e gli altri « *Pholcus* » noti di Ceylon (*Ph. quinquenotatus* Thorell e *Ph. fragillimus* Strand).

Fam. Theridiosomatidae

Andasta genevensium n. sp.

Grotta di Lunuge, Nalanda (località tipica), 25.1.70, 1 ♀ (holotypus), 2 ○○.

Descrizione: ♀: prosoma bruno olivaceo, non elevato, nè particularmente allungato (rapporto lunghezza/larghezza = 7:6), regione cefalica limitata da quella toracica da due ampi solchi poco profondi, parte toracica posteriormente a declivio pronunciato. Occhi anteriori in una fila a netta concavità posteriore; posteriori in una fila diritta; MA appena più grandi degli altri; occhi anteriori molto ravvicinati (intervalli pari a 1/3 del loro diametro); occhi posteriori quasi equidistanti (intervallo tra i MP pari alla metà del loro diametro, intervallo MP-LP pari ai 2/3 del loro diametro). Clipeo poco elevato (3/2 del diametro dei MA). Labium rebordé, più largo che lungo. Sterno con le caratteristiche impressioni ai lati del labium, all'incirca triangolare, a punta ottusa (separante le IV coxe di meno del loro diametro). Cheliceri con 3 denti al margine superiore, alcuni minuti denti al margine inferiore (non dissezionati!). Palpi normali. Zampe bruno-arancioni, senza vere spine. Opistosoma isabellino, con molte lunghe setole. Epigino e vulva, v. fig. 10,12; vulva assai complessa, con ampie *bursae*, comunicanti con l'esterno mediante dotti di copulazione ampi e poco sclerificati, verso l'interno le *bursae* sono collegate alle spermateche da dotti intermedi brevi; dotti di fecondazione ben visibili dall'interno. Filiere normali, colulo ben sviluppato. ♂ ignoto.

Misure della ♀ holotypus (come sopra): prosoma lungo 0,88, largo 0,75; opistosoma lungo 1,50. Lunghezza totale: 2,38.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	0,94	0,35	0,75	0,62	0,46	3,12
II	0,81	0,35	0,62	0,56	0,43	2,77
III	0,69	0,32	0,42	0,37	0,31	2,11
IV	0,94	0,35	0,59	0,43	0,37	2,68

Derivatio nominis: chiamando questa specie « *genevensium* », cioè « dei ginevrini », la dedico congiuntamente ai due raccoglitori, Prof. V. Aellen e D^r^ P. Strinati.

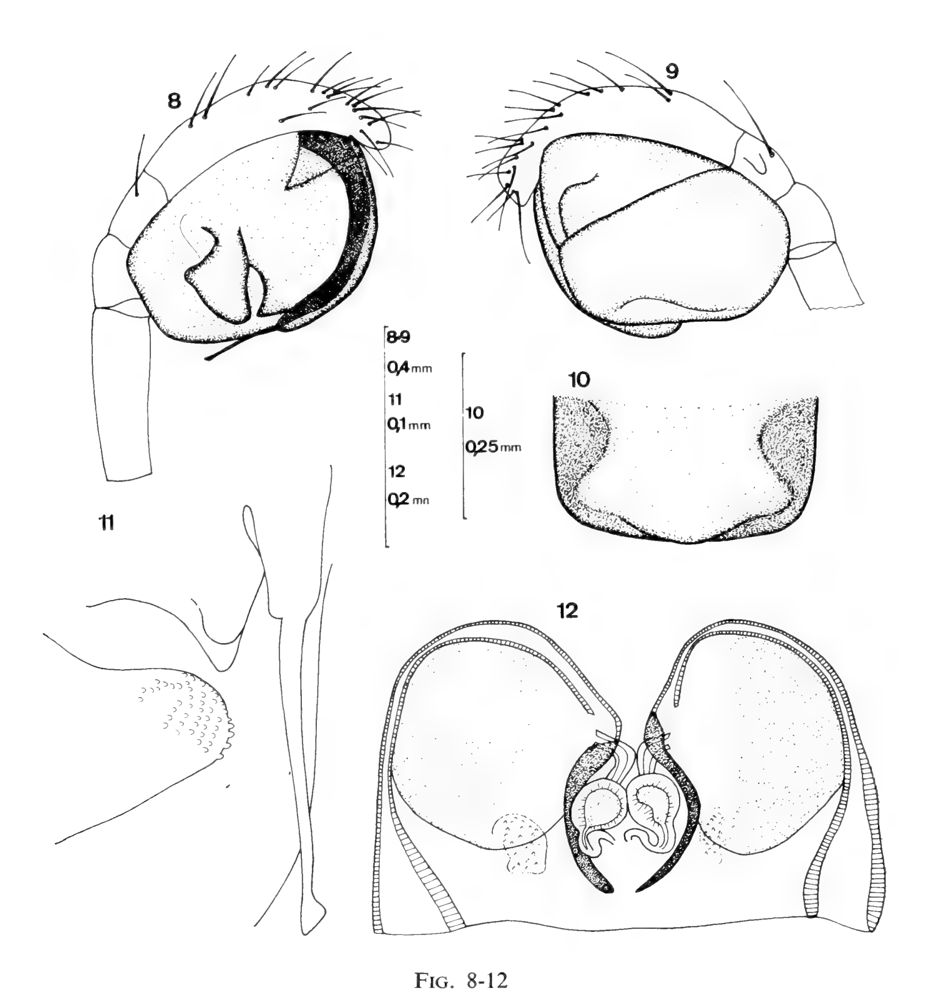


Fig. 8-12

Theridiosoma picteti Simon — Fig. 8, 9: palpo del ♂; fig. 11: embolo.
Andasta genevensium n. sp. — Fig. 10: epigino; fig. 12: vulva.

Affinità: ho assegnato con qualche esitazione questa specie al genere *Andasta ;* come risulterà anche da un confronto con la ridescrizione di *A. semiargentea* Simon, generotipo, c'è tra queste specie una certa somiglianza d'insieme, senza però che vi sia completa corrispondenza. In realtà la stessa definizione del genere *Andasta* non è del tutto soddisfacente e non sono nemmeno del tutto chiari i suoi limiti rispetto ad altri generi (specie *Wendilgarda*). Ciò deriva dallo stato as-

solutamente insoddisfacente delle nostre conoscenze sulla famiglia Theridiosomatidae, gruppo assai uniforme, a distribuzione mondiale, di cui però è certamente nota solo una piccola frazione delle specie esistenti. Le non moltissime specie note sono quasi tutte rare o rarissime, in maggioranza sono state descritte insufficientemente; i generi a cui sono state assegnate hanno quasi tutti un certo carattere di « arbitrarietà », sono stati cioè creati su caratteri morfologici di scarso rilievo, senza in alcun modo tener conto dei genitali. Solo per le specie americane la situazione è di poco migliore grazie agli studi di ARCHER e della BRYANT (ricerche valide, ma non prive di pecche, come per es. il nessun peso dato alla pur singolare conformazione dei genitali interni delle ♀♀). Una revisione, basata solo sul materiale esistente, non potrebbe risolvere tutti i problemi. Procedendo per analogia con altri gruppi a genitali femminili complessi (per es. Agelenidae), probabilmente la famiglia dovrebbe essere suddivisa in un numero di di generi assai maggiore di quelli esistenti, ma non è affatto detto che sia corretto fare analogie di questo tipo. Per il momento preferisco attribuire questa nuova specie ad *Andasta*, senza creare un nuovo genere la cui istituzione (che pur potrebbe essere giustificata) sarebbe basata su caratteri la cui validità non è ancora dimostrabile in questo gruppo.

Ecologia: questa specie è il sesto Theridiosomatida raccolto in una grotta tropicale (le altre cinque specie sono delle *Wendilgarda* trovate in grotte di Messico, Venezuela, Brasile ed Assam). Tenendo conto della generale rarità dei Theridiosomatidae, si tratta di un rilevante numero di reperti, che giustificano l'ipotesi che il gruppo debba in realtà essere relativamente frequente nelle grotte tropicali; si tratta in ogni caso di troglofili.

Andasta semiargentea Simon 1895

Ceylon, Kandy, Simon leg., 1 ♂, 1 ♀ (♀ lectotypus; coll. Muséum d'Histoire naturelle, Paris, nº 16062; N.B. considero tipo solo la ♀, perchè solo questo sesso fu nominato nella descrizione originale).

Di questa specie, tipo del genere, esisteva solo la brevissima descrizione originale priva di illustrazioni.

Ridescrizione-♀: prosoma bruno, giallastro nella metà posteriore della regione toracica, regione cefalica leggermente elevata, separata dalla regione toracica da due solchi confluenti nella fovea toracica. Occhi anteriori in una fila a netta concavità posteriore, posteriori in una fila diritta; occhi MP più grandi degli altri; occhi anteriori tra loro quasi contigui; occhi posteriori più distanziati, intervallo tra i MP minimo, inferiore alla metà del loro diametro; intervallo MP-LP quasi uguale al diametro dei LP. Clipeo poco elevato, quasi pari al diametro dei MA. Labium rebordé, più largo che lungo; sterno con le caratteristiche impressioni, cordiforme, a punta ottusa, separante le IV coxe più del loro dia-

metro. Cheliceri (non dissezionati!) con circa 5 denti robusti, diseguali al margine superiore. Palpi normali. Zampe giallicce, senza vere spine; femori I-II assai robusti. Opistosoma attualmente solo con irregolari disegni chiari (v. poi), più scuro ventralmente. Epigino assai prossimo alle filiere (v. fig. 14); vulva (fig. 16) complessa, con ampie *bursae* comunicanti con due spermateche ben sclerificate, tra loro accostate; sottili dotti di fecondazione ben visibili. Filiere normali, colulo ben sviluppato.

♂ (conspecifico ??): molto simile alla ♀, occhi posteriori però più ravvicinati, quasi equidistanti. Zampe con numerose setole robuste. Opistosoma a colorazione meglio conservata, tracce sul dorso di macchie argentee. Bulbo, v. fig. 13, 15, assai voluminoso, con piccolo paracymbium.

Misure della ♀ lectotypus (come sopra): prosoma lungo 0,72, largo 0,50; opistosoma lungo 1,55. Lunghezza totale: 2,27.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	0,53	0,22	0,35	0,31	0,23	1,64
II	0,50	0,22	0,28	0,31	0,22	1,53
III	0,25	0,16	0,25	0,17	0,18	1,01
IV	0,47	0,21	0,27	0,25	0,15	1,35

Misure del ♂ (come sopra): prosoma lungo 0,52, largo 0,37; opistosoma lungo 0,72. Lunghezza totale: 1,24.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Taros	Totale
I	0,47	0,18	0,47	0,41	0,22	1,75
II	0,46	0,18	0,36	0,40	0,22	1,62
III	0,27	0,13	0,18	0,21	0,18	0,97
IV	0,33	0,13	0,25	0,22	0,18	1,11

Discussione: rispetto alla breve descrizione originale, vi è naturalmente qualche differenza per il colore, quasi svanito nel tipo; SIMON (1895, p. 918) scriveva: « Abdomen globosum, supra laete argenteum, parce et inordinate nigro-punctatum et antice, in declivitate, late nigro-marginatum ». Per il resto, gli occhi anteriori non mi sembrano « in lineam rectam », ma in una linea a concavità posteriore. Le differenze essenziali tra *Andasta* e *Theridiosoma* consistevano per SIMON nella disposizione degli occhi e nella forma del prosoma (SIMON, loc. cit.: « pars cephalica angusta et longa. Area oculorum mediorum angusta, parallela et saltem duplo longior quam latior » in *Andasta*, « Pars cephalica brevis et lata.

Area oculorum mediorum non multo longior quam latior » in *Theridiosoma* e *Wendilgarda*). Il valore di questi caratteri è assai tenue ed in base ad essi sarebbe

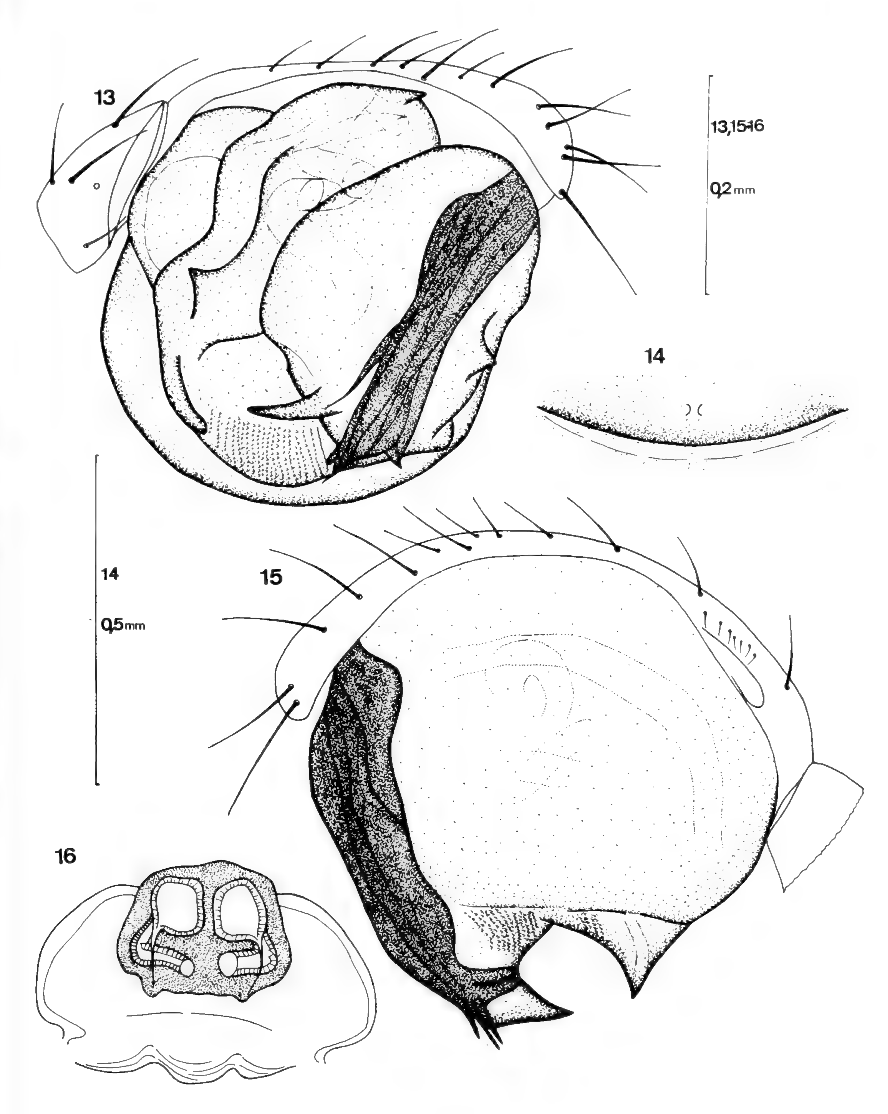


FIG. 13-16
Andasta semiargentea Simon — Fig. 13, 15: palpo del ♂; fig. 14: epigino; fig. 16: vulva dall'interno.

molto difficile distinguere i tre generi. Preferisco per il momento non cercare di definirli meglio; è probabile che essi debbano restare distinti, sia per ragioni geografiche (apparentemente *Theridiosoma* gravita nella regione olartica, *Wendilgarda*

in quella neotropica ed *Andasta* in quella orientale), sia perchè la morfologia dei genitali delle specie a me note dei tre generi è abbastanza difforme.

Theridiosoma picteti Simon 1893

Sumatra, Deli, Bedot e Pictet leg., 1 ♂ (lectotypus, coll. Muséum d'Histoire naturelle, Genève).

Ho approfittato di un breve soggiorno di studio al Museo di Ginevra per prendere in prestito il tipo di questa specie, descritta assai sommariamente e senza figure (a SIMON, tra l'altro sfuggí di indicare la località di raccolta).

Ridescrizione-♂: prosoma gialliccio, abbastanza simile a quello delle *Andasta* (carattere di poco peso, visto che vi è poco di peculiare nella forma del prosoma di queste specie), regione cefalica leggermente elevata, circondata da deboli solchi. Fila degli occhi anteriori a netta concavità posteriore, fila posteriore diritta; MA leggermente prominenti (clipeo debolmente concavo); LP più piccoli degli altri (MA:LA/MP:LP = 6:5:3); intervalli tra gli occhi anteriori minimi, sempre inferiori al diametro dei LP, intervallo tra i MP pressochè nullo; intervallo MP-LP pari al diametro dei LP. Labium rebordé, più largo che lungo; sterno normale, cordiforme, con piccola punta (separante le IV coxe del loro diametro), ed impressioni ai lati del labium. Cheliceri (non dissezionati!) voluminosi (più alti del prosoma). Palpi, v. fig. 8, 9. Zampe giallicce, con deboli setole. Opistosoma grigiastro, relativamente elevato, decolorato (SIMON, 1893, p. 323, scriveva: « abdomen . . . in parte prima fulvo-testaceum, in parte altera nigricans et minute argenteo-punctatum, in medio lineola albo-argentea cinctum »).
♀ ignota.

Misure (come sopra): prosoma lungo 0,75, largo 0,53; opistosoma lungo 0,60. Lunghezza totale: 1,35.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	0,60	0,25	0,47	0,40	0,27	1,99
II	0,52	0,22	0,37	0,35	0,25	1,74
III	0,25	0,12	0,16	0,21	0,16	0,90
IV	0,37	0,16	0,25	0,21	0,16	1,15

Discussione: rispetto alla descrizione originale, SIMON sembra aver esagerato la distanza tra gli occhi anteriori (« oculi medii antici . . . inter se distantes sed a lateralibus vix separati », loc. cit.). Egli sostenne che la nuova specie era prossima a *Th. gemmosum* L. Koch d'Europa; in effetti la forma del palpo di *Th. picteti* presenta qualche superficiale somiglianza con quelli di vari *Theridiosoma* d'Europa e d'America. Dubito però che un accurato confronto tra gli scleriti del bulbo di queste specie porterà al mantenimento in *Theridiosoma* delle specie non olartiche.

Fam. Nesticidae

Nesticus aelleni n. sp.

Grotta di Stripura, Kuruwita (località tipica), 22.1.70, 1 ♂ (holotypus), 3 ♀♀ (paratypi, 1 ♀ nella mia collezione), 3 ○○.

Descrizione-♂: prosoma normale, bianchiccio. Occhi non elevati, fila degli occhi anteriori a lievissima concavità posteriore, fila degli occhi posteriori diritta; occhi uguali (salvo i MA, leggermente più piccoli); anteriori accostati tra loro, posteriori più distanziati; intervallo tra i MP pari ai 2/3 del loro diametro, intervallo MP-LP inferiore alla metà del diametro dei MP. Labium rebordé, 2 volte più largo che lungo, molto più breve delle gnatocoxe; sterno normale, a punta ottusa, separante le IV coxe di meno del loro diametro. Cheliceri, v. fig. 20. Palpi, v. fig. 17, 21, 22; paracymbium breve. Zampe bianco-giallicce, con abbondanti setole. Opistosoma isabellino (in cattive condizioni).

♀: come il ♂; palpi con lungo artiglio terminale, dentato. Opistosoma globuloso con irregolari chiazze bruno-grigiastre ai lati della zona mediana, più chiara. Epigino e vulva, v. fig. 19, 23. Colulo breve, ma ben sviluppato, con 2 setole.

Misure del ♂ (come sopra): prosoma lungo 1,12, largo 1,00: opistosoma (rovinato) almeno 1,12. Lunghezza approssimativa totale: 2,24.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	1,75	0,50	1,75	1,75	0,70	6,45
II	1,42	0,42	1,20	1,25	0,65	4,94
III			assenti da ambo i lati			
IV	1,62	0,50	1,25	1,42	0,77	5,56

Misure di una ♀ (come sopra): prosoma lungo 1,17, largo 0,97; opistosoma lungo 1,37. Lunghezza totale: 2,54.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	1,75	0,50	1,62	1,45	0,62	5,95
II	1,30	0,47	1,12	1,05	0,50	4,44
III	1,02	0,42	0,70	0,72	0,47	3,33
IV	1,45	0,47	1,30	1,20	0,55	4,97

Derivatio nominis: ho il piacere di dedicare questa specie al Direttore del Museo di Storia naturale di Ginevra, Prof. Dr Villy Aellen.

Discussione: questa specie è il primo *Nesticus (lato sensu)* noto della regione orientale. Di Ceylon fu descritta anche *Schenkeliella spinosa* (O. Pickard-

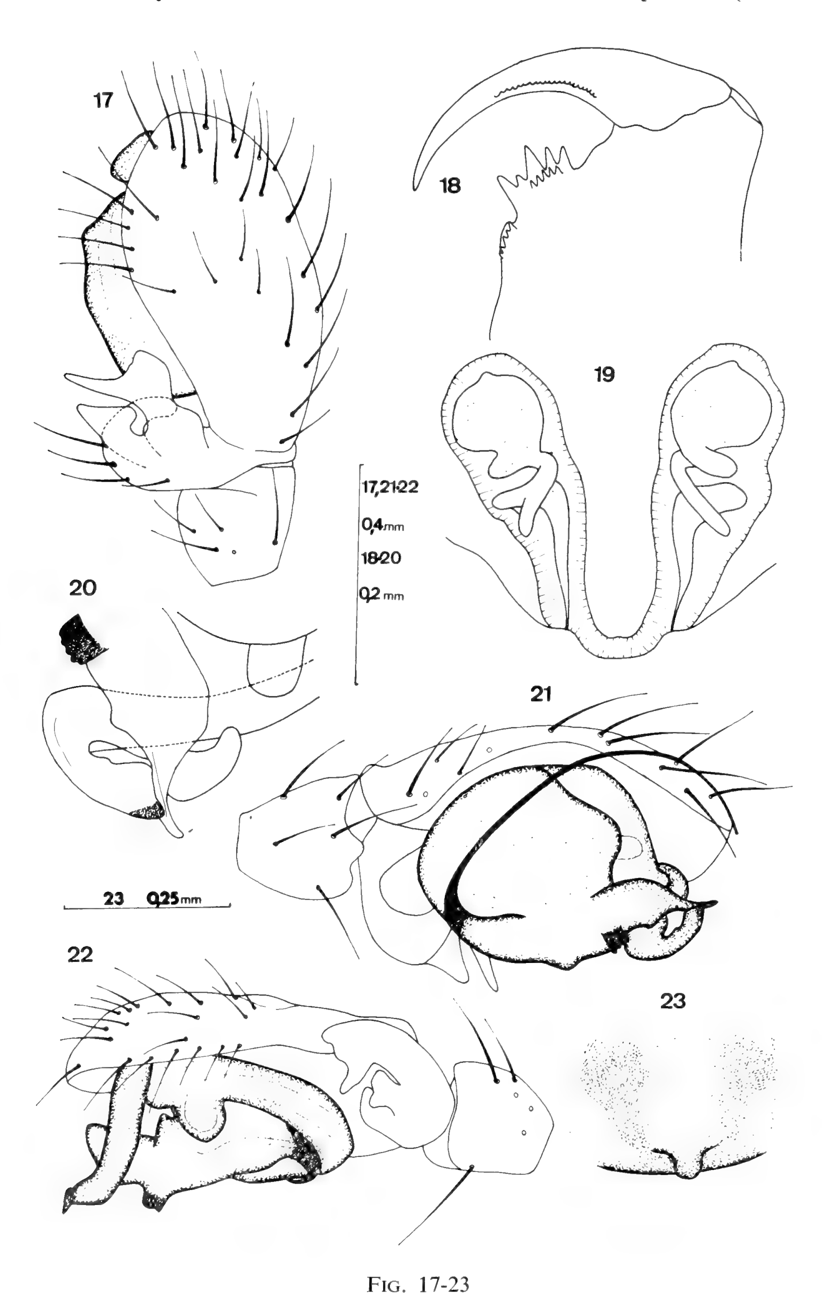


FIG. 17-23

Nesticus aelleni n. sp. — Fig. 17, 21, 22: palpo del ♂; fig. 18: chelicero del ♂; fig. 20: embolo; fig. 19: vulva; fig. 23: epigino.

Cambridge), la cui stessa appartenenza alla famiglia Nesticidae è piuttosto incerta. *Nesticus aelleni* invece, corrisponde piuttosto bene, per l'insieme dei caratteri agli altri *Nesticus* noti delle regioni paleartica, neartica ed etiopica. È possibile che un giorno il genere possa essere frazionato in modo soddisfacente, ma sicuramente per ora, dato che le specie note sono solo una piccola frazione di quelle esistenti, un tentativo in questo senso sarebbe a mio parere prematuro. È abbastanza verosimile che la nuova specie sia prossima morfologicamente, oltre che geograficamente a *N. sechellanus* Simon 1898 descritto di Mahé (isole Seychelles), visto che queste isole hanno vari gruppi in comune con la regione indiana (come per es. i Theraphosidae del genere *Sason*, fatto già osservato da SIMON, 1898, p. 371). *N. aelleni* è distinguibile da *N. sechellanus* in base alla dentizione dei cheliceri (1-2 denti in *N. sechellanus*, 5-5 in *N. aelleni*). È impossible estendere il confronto ai genitali, visto che la descrizione dell'epigino di *N. sechellanus* (SIMON, 1898, p. 378, « plaga genitalis parva, transversa, in medio rufula, utrinque nigra ») non è certo esauriente.

Fam. Mimetidae

Mimetus strinatii n. sp.

Grotta di Rawanaella, Ella (località tipica), 16.1.70, 1 ♀ (holotypus).

Descrizione-♀: prosoma allungato, non elevato, regione cefalica nettamente più lunga di quella toracica; leggera fovea toracica; 3 serie di setole sulla regione cefalica (1 lungo la linea mediana, 2 laterali); colore bianchiccio, con poche irregolari macchie ardesia. Occhi anteriori in una fila a netta concavità posteriore, posteriori in una fila quasi diritta; MA nettamente maggiori degli altri (MA:LA/LP:MP = 6:5:4); trapezio oculare nettamente più stretto all'indietro; intervallo tra i MA pari al loro diametro, intervallo MA-LA pari al diametro dei LA; intervallo tra i MP pari al loro diametro, intervallo MP-LP pari quasi al doppio del diametro dei LP. Clipeo pari ai 2/3 del campo degli occhi mediani (misurato dal margine anteriore dei MA al margine posteriore dei MP). Labium leggermente più lungo che largo (5:4), pari quasi alla metà delle gnatocoxe; sterno a scudo, con piccola punta ottusa separante le IV coxe circa del loro diametro. Cheliceri normali, con artiglio assai curvo ed una serie di sottili e robuste setole marginali; prossimalmente, oltre ad alcune altre setole è un robusto dente (mediale). Palpi con artiglio. Zampe bianchicce, macchiate di bruno su tutti gli articoli, salvo i tarsi; macchie confluenti a volte in anelli, specie su tibie e metatarsi; femori I-IV con una serie di lunghe spine ventrali; tibie e metatarsi I-II ricurvi, armati sul lato interno delle caratteristiche lunghe spine ricurve intercalate a spine curve più basse (metatarsi armati per tutta la lunghezza, tibie per i 3/4); su zampe III-IV solo spine normali; terzo artiglio tarsale lungo ed evidente. Opistosoma elevato,

sferoidale, con 2 gibbosità dorsali, ricoperto di lunghe setole; colore isabellino con macchie nerastre e bianche. Epigino e vulva, v. fig. 24, 26. Filiere normali (inferiori più sviluppate e pigmentate); colulo breve, ma ben visibile.
♂ ignoto.

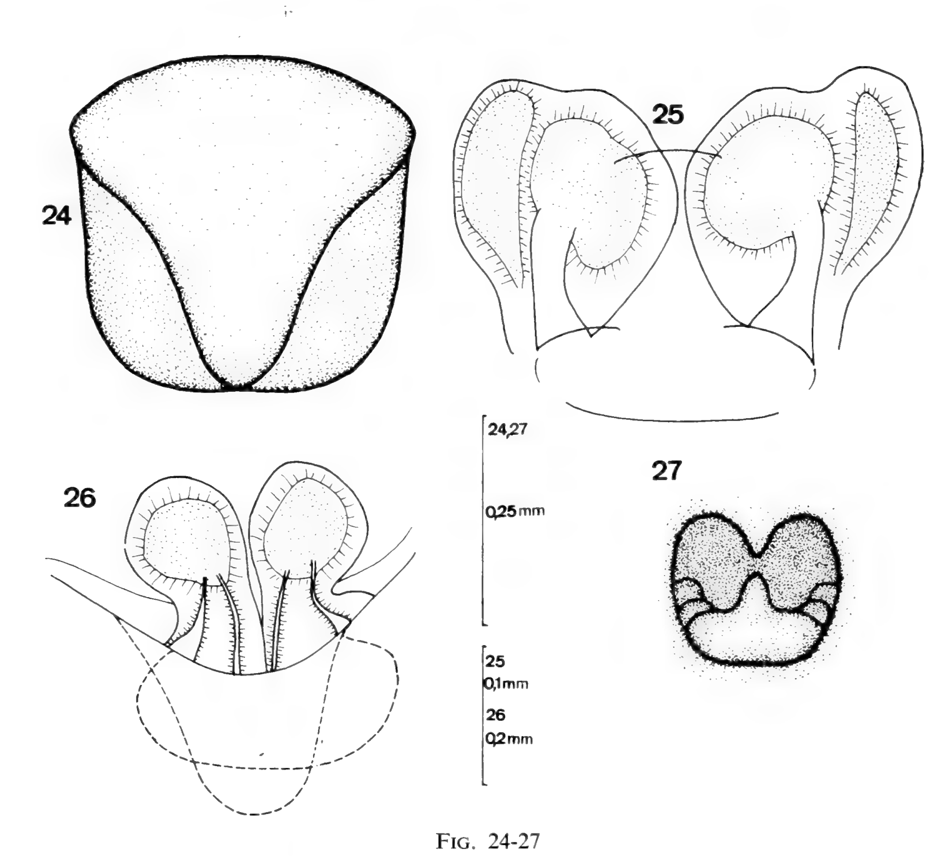


FIG. 24-27

Mimetus strinatii n. sp. — Fig. 24: epigino; fig. 26: vulva.
Mimetus indicus Simon — Fig. 25: vulva; fig. 27: epigino.

Misure (come sopra): prosoma lungo 2,70, largo 1,60; opistosoma lungo 3,00. Lunghezza totale: 5,70.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	4,25	1,10	4,75	5,00	1,90	17,00
II	3,65	0,85	3,35	3,35	1,60	12,80
III	2,60	0,70	2,00	1,85	1,20	8,35
IV	3,10	0,80	2,50	2,10	1,15	9,65

Derivatio nominis: ho il piacere di dedicare questa specie al ben noto speleologo Dr Pierre Strinati.

Discussione: come per *Nesticus aelleni* n. sp. le affinità di questa specie sono dubbie. Pochissimi sono i Mimetidae descritti della regione orientale; con *Mimetus indicus* Simon, la specie geograficamente più vicina, non c'è alcuna affinità stretta, come si vedrà anche più avanti dalla ridescrizione di questa specie. In questo, come in tanti altri casi, dallo studio di forme tropicali balza agli occhi quanto poco sia conosciuta ancora la fauna aracnologica di tante regioni. È sicuro che in queste zone, così ricche di ragni, anche i Mimetidae, predatori di altri ragni, saranno abbondanti; quanto si sa però di concreto si limita ad una serie di descrizioni isolate di specie raccolte per lo più in una sola occasione in territori estremamente lontani fra loro. Ho assegnato con qualche esitazione questa specie a *Mimetus* e non ad *Ero*; le differenze tra questi generi, almeno quelle espresse nelle usuali chiavi (come per es. quella di Simon, 1895, p. 946, ripresa senza sostanziali modifiche anche da Unzicker, 1966) sono tutt'altro che convincenti. In base a questi caratteri (rapporti clipeo/area degli occhi mediani e zampe I/zampe IV) la nuova specie rientrebbe senz'altro in *Mimetus*.

Mimetus indicus Simon 1906

India, Coonoor (Madras), Maindron leg., 1 ♀ (lectotypus; coll. Muséum d'Histoire naturelle, Paris, nº 22789).

Con l'occasione ho ritenuto interessante ridescrivere questa specie, mai più citata dopo la sua scoperta (nonchè, v. poi *Phobetinus sagittifer* Simon). Non sono riuscito ad ottenere in prestito i tipi di *Ero furuncula* Simon e *Melaenosia pustulifera* Simon, apparentemente irreperibili nella collezione Simon a Parigi.

Ridescrizione-♀: prosoma normale, non molto allungato (più come nelle *Ero* che nei tipici *Mimetus*), rimbrunito nella parte mediana. Occhi anteriori in una fila a debole concavità posteriore; occhi posteriori in una fila quasi diritta; MA più grandi degli altri (4:3); anteriori equidistanti, intervalli pari al diametro dei LA; intervallo tra i MP all'incirca pari al loro diametro, intervallo MP-LP appena superiore al diametro dei MP. Labium quasi triangolare, nettamente più lungo che largo; sterno gialliccio, a lati quasi paralleli, con punta molto ottusa (separante le IV coxe del loro diametro). Cheliceri e palpi senza peculiarità. Zampe I-II con le normali spine: annulate di bruno su tutti gli articolí (salvo i tarsi). Opistosoma quasi romboidale; tra le due gibbosità omerali un'ampia zona bianca trasversale, declivio posteriore con irregolari disegni bruni misti a piccole macchie brune e bianche, lati con macchie bianche più fitte, inferiormente grigio-isabellino uniforme. Epigino e vulva, v. fig. 25, 27; colulo ben evidente.

♂ ignoto.

Misure (come sopra): prosoma lungo 1,20, largo 1,20; opistosoma lungo 1,75. Lunghezza totale: 2,95.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	2,50	0,62	2,70	2,45	1,00	9,27
II	2,17	0,50	2,00	1,75	0,85	7,27
III	1,50	0,40	1,00	0,82	0,70	4,42
IV	1,82	0,45	1,25	1,00	0,70	5,22

Discussione: superficialmente questa specie presenta qualche somiglianza con il singolare *Phobetinus sagittifer* SIMON, sia per la forma dell'opistosoma, sia per la vulva, a spermateche doppie, comunicantí con l'esterno quasi direttamente, senza un vero dotto di copulazione; è però priva delle strane spine modificate dell'opistosoma ed è anche di maggiori dimensioni. Senz'altro non ha strette affinità con *M. strinatii* n. sp., col quale non è forse nemmeno congenerica.

Phobetinus sagittifer Simon 1895

Ceylon, Simon leg., 1 ♂, 1 ♀ (lectotypus), 2 ♀♀ (coll. Muséum d'Histoire naturelle, Paris, nº 16304; N.B.: considero tipo solo la ♀ perchè solo sesso nominato nella descrizione originale).

Notevole specie, assai caratteristica per le singolari spine modificate dell'opistosoma. Essa fu descritta in poche righe in nota nella « Histoire Naturelle des Araignées » e mai più citata; è tipo del genere; in seguito SIMON descrisse anche del Tonchino *Ph. investis*, sola altra specie del genere.

Ridescrizione-♀: prosoma (v. fig. 28) gialliccio con disegni scuri reticolati. Fila degli occhi anteriori a forte concavità posteriore, fila degli occhi posteriori quasi diritta; MA nettamente più grandi degli altri (7:4); intervallo MA-MA pari alla metà del loro diametro, superiore all'intervallo MA-LA (pari alla metà del diametro dei LA); intervallo MP-MP pari alla metà del loro diametro, inferiore all'intervallo MP-LP (pari al diametro dei LP). Labium a semicerchio leggermente più largo che lungo, giunge appena alla metà delle gnatocoxe; sterno cordiforme, a punta ottusa, separante le IV coxe di più del loro diametro. Cheliceri muniti, oltre che delle normali setole robuste, anche di una forte spina mediana. Palpi normali. Zampe I-II con le normali spine; alla base dei femori I lateralmente una serie di piccole spine; zampe annulate su femori, tibie e patelle. Opistosoma (v. fig. 28) romboidale, munito dorsalmente di una serie trasversa di singolari setole a sciabola, appiattite; numerose macchie bianchicce nella porzione dorsale; gibbosità poco pronunciate; declivio posteriore con macchie brune. Epigino e vulva, v. fig. 30, 29; colulo ben visibile.

♂ (per habitus apparentemente conspecifico): colorazione più tenue che nella ♀: intervallo tra i MA leggermente inferiore al loro diametro, intervallo MA-LA minimo (occhi quasi accostati); occhi posteriori equidistanti. Palpo, v. fig. 31.

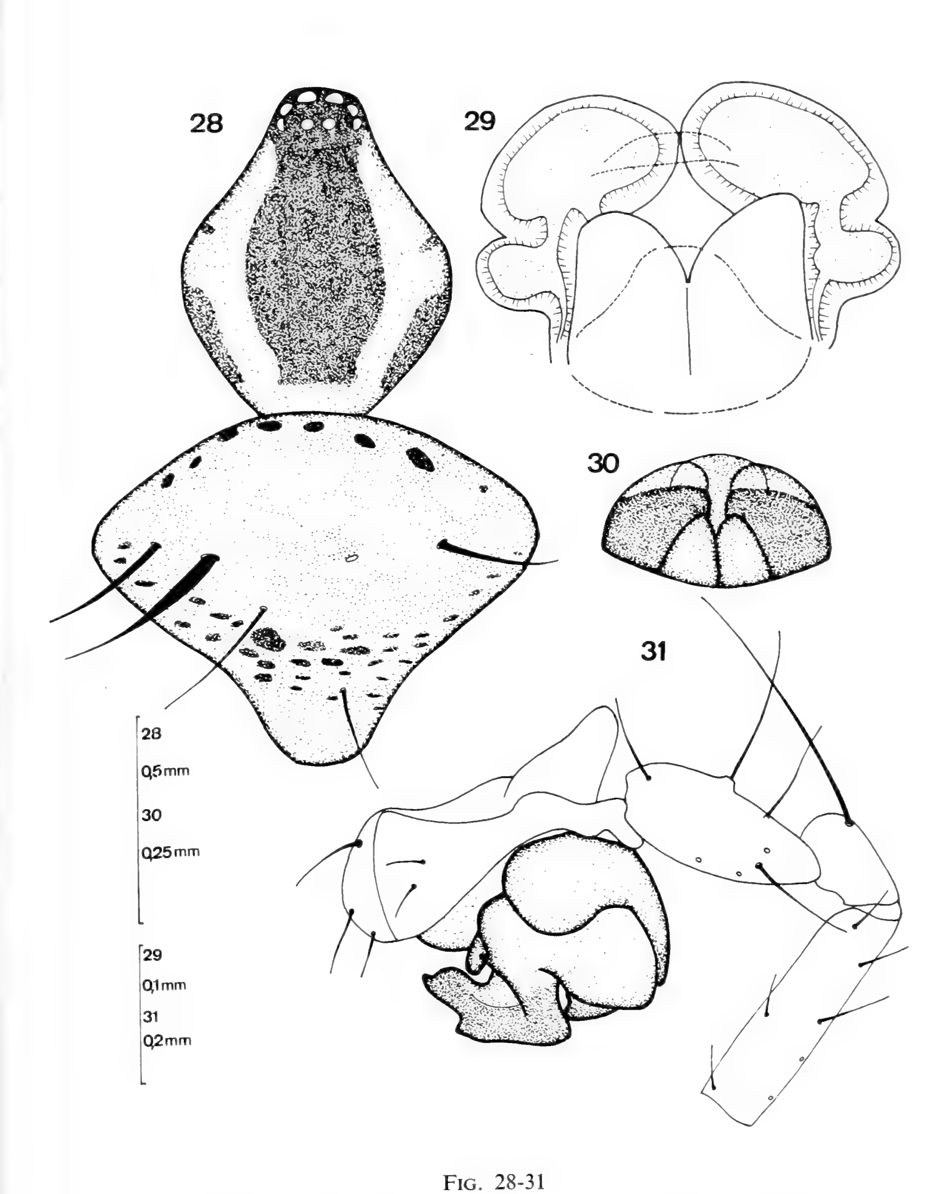


FIG. 28-31

Phobetinus sagittifer Simon — Fig. 28: habitus (♀); fig. 29: vulva; fig. 30: epigino; fig. 31: palpo del ♂.

Misure della ♀ (come sopra): prosoma lungo 0,75, largo 0,75; opistosoma lungo 0,85. Lunghezza totale: 1,60.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	1,86	0,40	2,00	1,74	0,84	6,84
II	1,62	0,32	1,54	1,36	0,80	5,64
III	1,00	0,20	0,70	0,66	0,54	3,10
IV	1,24	0,26	1,24	0,86	0,60	4,20

Misure del ♂ (come sopra): prosoma lungo 1,05, largo 0,75; opistosoma lungo 1,12. Lunghezza totale 2,17.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	2,00	0,45	2,10	2,05	0,90	7,50
II	1,67	0,35	1,55	1,50	0,80	5,87
III	1,00	0,30	0,70	0,67	0,55	3,22
IV	1,25	0,30	1,20	0,92	0,60	4,29

Discussione: il genere è senz'altro giustificato, tra l'altro per il semplice fatto che sarebbe impossibile inserire questa specie in uno dei pochi altri descritti. Le sue affinità sono però oscure, come del tutto incomprensibile è l'evoluzione delle singolari spine dell'opistosoma.

Fam. Agelenidae

Campostichomma sp.

Grotta di Istri-gal-lena, Welimada, 17.1.70, 7 ○○.

Immaturi indeterminabili. Quattro specie del genere erano citate di Ceylon; la distribuzione di questo gruppo è del più alto interesse, visto che oltre che di Ceylon, esso è noto anche dell'Africa australe (Provincia del Capo, Natal) e non dell'Africa equatoriale. È da notare però che il LEHTINEN (1967) ha frammentato il genere *Campostichomma*, assegnando parte delle specie ai nuovi generi *Devendra* e *Machadonia* (tutti gravitanti attorno all'Oceano Indiano); tutti e tre i generi sono dall'A. finlandese assegnati alla famiglia Miturgidae, sottofamiglia Machadoniinae.

Fam. Eusparassidae

Heteropoda sp.

Grotta di Stripura, Kuruwita, 22.1.70, 1 ♂ mutilato (senza palpi).

Individuo indeterminabile di un genere comprendente non poche specie orientali.

Fam. Uloboridae

Uloborus sp.

Grotta di Rawanaella, Ella, 16.1.70, 1 ♂, 12 ♀♀, 4 ○○ (2 ♀♀ nella mia collezione).

Nota: ho preferito non attribuire questa specie ad alcune di quelle orientali conosciute perchè già da un primo esame della letteratura è risultato evidente che una determinazione basata solo sulla consultazione delle descrizioni esistenti sarebbe stata estremamente incerta e di minimo valore. Più di 30 *Uloborus* sono stati descritti dell'Asia meridionale, in generale senza illustrazioni ed in modo quanto mai succinto. Per di più, poichè gli areali della maggior parte delle specie sono presumibilmente piuttosto estesi, non era possibile nemmeno escluderne qualcuna per ragioni geografiche. Uno studio serio degli *Uloborus* orientali non è possibile senza una revisione, a me attualmente impossibile per numerosissimi impegni. Preferisco quindi descrivere brevemente ed illustrare questa specie, senza darle alcun nome.

Descrizione-♂: prosoma gialliccio, sfumato di bruno, zona oculare e margine chiari; regione cefalica con un triangolo chiaro con apice sulla fovea toracica; due ampie semilune chiare ai lati del prosoma; fovea profonda, a semiluna, con concavità anteriore. Occhi in due file a netta concavità posteriore; MA prominenti, più grandi degli altri (5:3); intervallo tra i MA inferiore alla metà del loro diametro, intervallo MA-LA pari a 3/2 del diametro dei MA; intervallo tra i MP pari circa al doppio del loro diametro, intervallo MP-LP pari a 3/2 del diametro dei MP. Labium triangolare, giunge alla metà delle gnatocoxe; sterno ovale, appuntito, bianchiccio. Cheliceri normali. Palpo del ♂, v. fig. 32. Zampe con vistosi anelli apicali bruni su tibie I-IV; femori rimbruniti apicalmente, patelle rimbrunite, anelli apicali sui metatarsi, macchie alla base di femori e tibie; un gruppo di robuste spine mediali sull'anello tibiale. IV metatarso appena curvo, calamistro assente. Opistosoma ovale allungato, un tubercolo poco pronunciato impari a 2/3 circa della sua lunghezza, reticolato di bruno; tubercolo, lati e declivio posteriore rimbruniti; ventralmente grigiastro, bordato sui lati e verso le filiere da una striscia bruna. Cribello ben sviluppato.

♀: prosoma per lo più scuro uniforme, macchie poco nette, a volte tracce della macchia chiara triangolare; margine sempre chiaro. Zampe come nel ♂; sull'anello tibiale solo poche e rade spine. Calamistro molto sviluppato, occupante circa la

metà del IV metatarso, nettamente curvo. Opistosoma come nel ♂; tubercolo poco evidente. Epigino e vulva, v. fig. 33, 34.

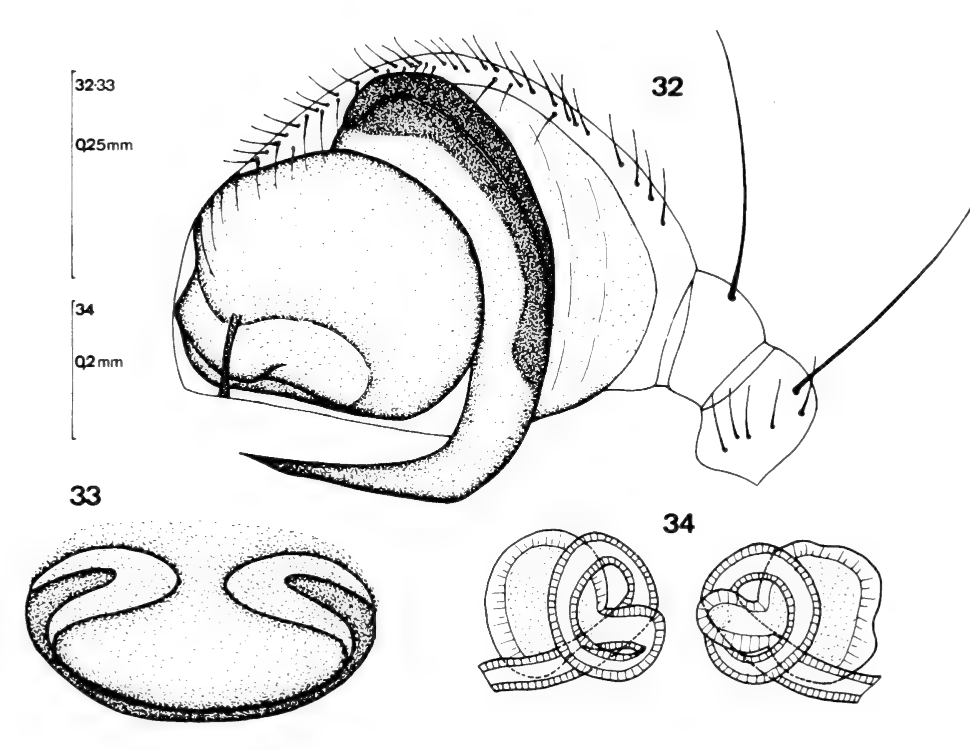


FIG. 32-34
Uloborus sp. — Fig. 32: palpo del ♂; fig. 33: epigino; fig. 34: vulva.

Misure del ♂ (come sopra): prosoma lungo 1,60, largo 1,60; opistosoma lungo 2,00. Lunghezza totale: 3,60.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	3,10	0,80	2,40	2,50	1,10	9,90
II	1,75	0,60	1,10	1,35	0,70	5,50
III	1,35	0,35	0,75	0,85	0,60	3,90
IV	2,00	0,65	1,50	1,40	0,90	6,45

Misure di una ♀ (come sopra): prosoma lungo 2,00. largo 1,75; opistosoma lungo 4,00. Lunghezza totale: 6,00.

Zampe	Femore	Patella	Tibia	Metatarso	Tarso	Totale
I	4,00	1,00	2,80	3,40	1,30	12,50
II	2,25	0,80	1,40	1,90	0,90	7,25
III	1,75	0,60	1,00	1,40	0,80	5,55
IV	2,60	0,90	2,00	1,90	1,30	8,70

Nota: nella grotta di Istripura, Hanguranketa, il 19.1.70 furono anche raccolti alcuni giovanissimi Amaurobiidae indeterminabili.

Ricapitolazione per grotte

Grotta di Rawanaella, Ella

Pholcus ceylonicus O. Pickard-Cambridge
Mimetus strinatii n. sp.
Uloborus sp.

Grotta di Istri-gal-lena, Welimada

Campostichomma sp.

Grotta di Istripura, Hanguranketa

Pholcus ceylonicus O. Pickard-Cambridge
Amaurobiidae gen. sp.

Grotta di Stripura, Kuruwita

Merizocera sp.
Nesticus aelleni n. sp.
Heteropoda sp.

Grotta di Lunuge, Nalanda

Gamasomorpha subclathrata Simon
Oonopinae gen. sp.
Pholcus ? *ceylonicus* O. Pickard Cambridge
Andasta genevensium n. sp.

Considerazioni generali

Sulla base di questi dati è possibile fare solo qualche preliminare considerazione sulla fauna cavernicola di Ceylon. Dei vari gruppi rappresentati in questa raccolta, gli Oonopidae sono relativamente frequenti in grotte tropicali (Yucatan,

Africa Orientale, India); lo stesso vale per i Theridiosomatidae (Messico, Venezuela, Brasile, Assam). I Nesticidae, com'è noto, sono assai più frequenti in grotte che al di fuori. Pholcidae ed Uloboridae sono anch'essi piuttosto comuni in questo ambiente; ciò vale particolarmente per i Pholcidae tra i quali è nota da poco anche qualche specie troglobia (Messico); gli Uloboridae sono un poco meno frequenti, anche se degli *Uloborus* sono stati citati di grotte di Spagna, Zanzibar, Italia e Venezuela e Bristowe (1952) ha descritto un *U. spelaeus* delle Batu Caves. Gli Ochyroceratidae sono spesso cavernicoli (citati di grotte della Malesia, delle Filippine, del Sudafrica, dell'Africa Orientale, di Cuba e della California). Tra le Machadoniinae (sensu Lehtinen) infine, anche se nessun vero *Campostichomma* era stato citato di grotta, le affini *Phanotea* sono frequenti in grotte sudafricane. Tra gli stessi Eusparassidae (non certo troglofili) una *Heteropoda* era stata citata di una grotta dell'Assam. Solo per i Mimetidae non mi risultano reperti in grotta; non è però da escludere che in caverne tropicali, ricche di fauna (e di ragni, preda abituale dei Mimetidae) la presenza di specie di questa famiglia non sia del tutto accidentale.

Nel complesso quindi, anche se tra questi ragni non ve n'era nessuno definibile troglobio, tutti appartengono a gruppi più o meno frequenti in grotte tropicali e, salvo i Nesticidae e Pholcidae, a gruppi rari o assenti nelle grotte temperate. Vorrei anzi, con l'occasione, sottolineare che in base ai non pochi dati ormai esistenti sui ragni delle grotte tropicali, si può senz'altro sostenere che questo tipo di cavità in cui all'elevata temperatura ed umidità si unisce una notevole abbondanza di risorse trofiche di varia origine ha una sua peculiare fauna di ragni. Non si tratta cioè di occasionali « ospiti », ma di elementi in qualche modo specializzati nella vita in questo particolare ambiente.

Resta aperto il problema relativo alle forme specializzate morfologicamente (cieche, depigmentate ecc.); non poche di queste sono state descritte di grotte tropicali (Theraphosidae, Oonopidae, ecc.); in genere però sembra trattarsi di forme legate al suolo e quindi forse più endogee che troglobie. I reperti sono sfortunatamente troppo pochi e quasi nulla è noto sulla biologia di queste specie, tanto che è assai difficile pronunciarsi. Meritevole di riflessione è il fatto che queste forme cieche appartengono bensì a gruppi legati al suolo, ma che mai finora sono state trovate nel suolo, al di fuori di grotte.

Summary

In this paper are studied some spiders collected in five caves of Ceylon by Prof. V. Aellen and Dr. P. Strinati. The following three new species are described: *Andasta genevensium* n. sp. (Theridiosomatidae; typical locality: Lunuge cave, Nalanda; ♂ unknown) of uncertain affinities with *A. semiargentea* Simon (genero-

type); *Nesticus aelleni* n. sp. (Nesticidae; typical locality: Stripura cave, Kuruwita; ♂♀) the first real Nesticid of the Oriental region; *Mimetus strinatii* n. sp. (Mimetidae; typical locality: Rawanaella cave, Ella; ♂ unkown) probably not congenerical with *M. indicus* Simon (the geographically nearest species). *Pholcus ceylonicus* O. Pickard-Cambridge is re-described (♂♀; types examined, lectotypes fixed); it is probably not congenerical with the Palaearctic *Pholcus*- species; a *Gamasomorpha*, probably *G. subclathrata* Simon is re-described (♀); a description is given of an undetermined *Uloborus* (♂♀). The following species (not collected by Messrs. Aellen and Strinati) are re-described over the types: *Andasta semiargentea* Simon (♂♀; only the ♀ is surely a type); *Theridiosoma picteti* Simon (♂); *Mimetus indicus* Simon (♀); *Phobetinus sagittifer* Simon (♂♀; only the ♀ is surely a type). Some considerations are made over taxonomical problems in Oriental Theridiosomatidae and Mimetidae and over the composition of the spider fauna of tropical caves.

BIBLIOGRAFIA

Bristowe, W. S. 1952. *The Arachnid fauna of the Batu Caves in Malaya.* Ann. Mag. nat. Hist. (12) 5: 697-707.

Fage, L. 1912. *Etudes sur les araignées cavernicoles. I. Révision des Ochyroceratidae (n. fam.).* Arch. Zool. exp. gén. 10: 97-162; Biospeologica, 25.

— 1924. *Araneids from the Siju Cave, Garo Hills, Assam.* Rec. Indian Mus. 26: 63-67.

— 1946. *Araignées cavernicoles de l'Inde.* Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris 18: 382-388.

Lehtinen, P. T. 1967. *Classification of the Cribellate spiders and some allied families...* Ann. Zool. Fenn. 4: 199-468.

Pickard-Cambridge, O. 1869. *Part I of a catalogue of a collection of Ceylon Araneida...* J. Linn. Soc. Lond. 10: 373-397.

Simon, E. 1893. *Arachnides de l'Archipel Malais.* Rev. suisse Zool. 1: 319-328.

— 1895. *Histoire naturelle des araignées.* Paris 1 (4): 761-1084.

— 1898. *Arachnides recueillis en 1895 par Monsieur le Docteur A. Brauer... aux îles Séchelles.* Ann. Soc. ent. Fr. 66: 370-388.

— 1906. *Arachnides (2e partie).* In: *Voyage de M. Maurice Maindron dans l'Inde méridionale.* Ann. Soc. ent. Fr. 75: 279-314.

— 1907. *Etude sur les araignées de la sous-section des Haplogynes.* Ann. Soc. ent. Belg. 51: 246-264.

Unzicker, J. D. 1966. *A review of the African Mimetidae with the description of a new species.* J. Kans. ent. Soc. 39: 506-513.

Tome 79, fasc. 2, nº 31: 931-945 — Septembre 1972

Remarques sur quelques poissons characoïdes de la Colombie et de l'Equateur, avec la description d'une nouvelle espèce de *Pseudochalceus*

par

J. GÉRY [1]

Avec 4 figures et 1 tableau

M. V. Mahnert, conservateur des Vertébrés inférieurs au Muséum d'Histoire naturelle de Genève, a bien voulu me confier pour examen une petite collection de Poissons characoïdes acquise assez récemment par le Muséum. Les récoltes ont été faites dans une région de l'Amérique du Sud dont la faune dulçaquicole est encore assez mal connue, le versant pacifique de la Colombie et de l'Equateur, ce qui justifie la présente note, d'autant plus qu'une espèce nouvelle de *Pseudochalceus* vient ajouter à la connaissance de ce curieux genre.

1. **Chalcinopsis alburnus** Günther 1859

1 ex., 190 mm de longueur standard (L.S.), Boca de Sapo, Prov. Guayas, Equateur, coll. K. von Sneidern, 1964, MHNG 1226.51.

Hauteur 3,5 et tête (membrane exclue) 3,55 dans la L.S. Nageoire dorsale située en arrière du milieu du corps, à 57% de la L.S., la distance museau-

[1] Contribution nº 62 à l'étude des Poissons characoïdes.

Adresse de l'auteur: Groupe d'Etude épistémologique des Structures de l'Environnement animal (GEESEA). 24-Les Eyzies, France.

dorsale 0,8 dans la distance dorsale-caudale. Anale iii, 30. Ecailles au bord nettement crénelé, formule 12/69/5. Région prédorsale plutôt aplatie, région préventrale très nettement en forme de quille, les nageoires pectorales basses et longues, dépassant l'origine des nageoires ventrales. Dents essentiellement tricuspidées, en trois rangées sur le prémaxillaire (formule 6/3/7), au nombre de 26 sur le maxillaire, et au nombre de 15 ou 16 sur le dentaire, les 6 dents frontales beaucoup plus grandes que les suivantes, certaines d'allure caniniforme avec de petites cuspides latérales; une paire de petites dents coniques en arrière de la paire médiane, apparemment pas de rangée secondaire postérieure ni de dents ptérygoïdiennes.

La livrée consiste en une petite tache humérale arrondie et en une grande tache pédiculaire allongée horizontalement, se prolongeant quelque peu sur les rayons médians de la nageoire caudale; les flancs sont marqués d'une fine fasciature irrégulière, surtout visible en avant, et d'une striature le long des rangées d'écailles, surtout visible en arrière.

Remarques: Si la présente détermination est correcte, l'espèce constitue un type morphologique bien différent de celui de l'espèce-type de *Brycon (falcatus)*. Dans une certaine mesure, elle s'approche de *Triportheus*, comme l'avait vu Cope (Proc. Acad. nat. Sci. Philadel. for 1871: 264. 1872: « The *Chalcinopsis alburnus* Gthr. probably belongs to *Triportheus* »). Sans aller jusqu'à cette extrémité, il est permis dès à présent de suggérer la parfaite validité de *Chalcinopsis*, un genre tombé en désuétude (à condition que l'espèce-type de ce genre, *striatulus*, ait bien les caractères ci-dessus mentionnés, et notamment la quille ventrale et les nageoires pectorales développées).

L'espèce n'avait pas été retrouvée en Equateur par Böhlke (1958) ni par Géry (1972).

2. **Hemibrycon cf. dentatus** (Eigenmann 1913)

1 ex., 132 mm L.S., El Tambo, Prov. Cauca, Colombie (altitude 1700 m), coll. K. von Sneidern, 8.1952, MHNG 1226.53.

Hauteur 3,1 et tête (membrane exclue) 4,5 dans la L.S. Corps très comprimé. Nageoire dorsale située au milieu de la L.S. Nageoires pectorales longues, dépassant l'origine des ventrales, nageoires ventrales courtes, n'atteignant pas l'origine de la nageoire anale. Anale iii, 33. Ecailles au nombre de 50 en ligne latérale, plus 2 ou 3 sur la racine de la nageoire caudale; formule transversale 7/5, 6 jusqu'à l'anale; 17 écailles prédorsales en série assez irrégulière. Dents prémaxillaire 5/4; maxillaire complètement denté, avec 13 dents; dentaire armé de 14 dents de chaque côté, pentacuspidées en avant et coniques en arrière.

Pas de marques sur le corps; la nageoire dorsale est marquée d'une tache en croissant à sa partie moyenne; la nageoire anale a l'extrémité des premiers rayons

tachée de noir; même coloration des rayons médians de la nageoire caudale, sans marque sur le pédicule.

Remarques: *H. dentatus* est la seule espèce connue du genre *Hemibrycon* habitant le Rio Cauca supérieur. Le spécimen présent est assez différent de la description originale, avec 1 ou 2 rayons de plus à l'anale, 2 ou 3 écailles supplémentaires en ligne latérale et surtout un maxillaire complètement denté (denté sur sa moitié proximale seulement, avec 3-9 dents, chez *H. dentatus*). La présente détermination n'est donc pas très satisfaisante, et le spécimen en cause pourrait représenter une espèce non encore décrite.

3. **Astyanax (Astyanax) maximus** (Steindachner 1875)

1 ex., 107,5 mm L.S., Umbria, Prov. Putumayo, Colombie (altitude 400 m), coll. K. von Sneidern, 1.1948, MHNG 1226.89.

Hauteur 2,6 et tête (membrane exclue) 3,9 dans la L.S. Nageoire dorsale située très en avant du milieu du corps. Anale iii, 25(i). Formule des écailles 8/14/6, 12 ou 12 en série prédorsale peu régulière. Dents prémaxillaires 4/5. maxillaire armé d'une seule dent; il est de longueur moyenne, son extrémité dépassant à peine le niveau du bord antérieur de l'œil, lequel est compris 3,9 fois dans la longueur de la tête. Une tache humérale à peine visible; une grande tache péduculaire allongée horizontalement, se prolongeant jusqu'à la fin des rayons médians de la nageoire caudale.

Remarques: cet individu a un nombre d'écailles longitudinales (41) voisin de celui de *A. metae* Eigenmann, alors que *A. maximus* est censé n'avoir que 37 ou 38 écailles en ligne latérale. BÖHLKE (1958) pense que les deux formes sont identiques.

4. **Pseudochalceus (Pseudochalceus) longianalis** sp. nov. (fig. 1-4)

Holotype: 75 mm de longueur standard; *loc. typ.* Sud de la Colombie, près de la frontière avec l'Equateur, versant pacifique: rio Guiza, affluent du rio Mira, à La Guayacana, Province Narino, altitude 240 m, coordonnées 1°27′ N et 78°27′ O; coll. K. von Sneidern, 3.1958; MHNG 1226.90.

Paratypes: 12, 31,5-78,5 mm L.S., récoltés en même temps que le type; MHNG 1226.91-99, 3 dans ma collection personnelle sous le n° 0690.

Description (voir tableau I pour les proportions et comptes détaillés des 13 spécimens typiques): partie antérieure du corps développée en hauteur, et relativement aplatie; plus grande hauteur en avant de la nageoire dorsale, 2,35-2,75 dans la L.S. Nageoire dorsale insérée sensiblement au milieu du corps, un peu en avant chez les grands individus et un peu en arrière chez les plus petits, la distance museau-dorsale 1,82-2,05 dans la L.S. et 0,93-1,1 dans la distance dorsale-

Tableau 1

Principales proportions et principaux caractères méristiques des 13 exemplaires typiques de Pseudochalceus longianalis *sp. nov.*

N°	1	2 (type)	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Résumé (13 ex.)	
Longueur standard (mm)	78.5	75	60	52	39.5	37.0	36.5	36.5	36.5	35.5	34.0	33.0	31.5	31.5	78.5
L.S./hauteur	2.45	2.50	2.40	2.60	2.55	2.35	2.50	2.60	2.50	2.55	2.70	2.75	2.60	2.35	2.75
L.S./tête	3.75	3.75	3.60	3.60	3.70	3.20	3.55	3.35	3.55	3.40	3.40	3.30	3.40	3.20	3.75
Tête/œil	3.75	3.60	3.55	2.90	2.80	3.0	2.70	2.70	2.70	2.80	2.75	2.95	2.90	2.70	3.75
Tête/interorbitaire	2.95	3.20	3.20	3.30	3.15	3.60	3.10	3.50	3.45	3.60	3.45	3.45	3.60	2.95	3.60
Tête/maxillaire	2.25	2.30	2.50	2.40	2.65	2.85	2.50	2.65	2.50	2.75	2.55	2.85	2.80	2.25	2.85
Tête/museau	3.65	4.20	4.20	4.15	4.10	4.80	4.30	4.75	4.10	4.95	4.55	5.25	4.40	3.65	5.25
L.S./museau-dorsale	1.92	1.92	2.05	1.88	1.88	1.88	1.82	1.87	1.90	1.88	1.85	1.85	1.84	1.82	2.05
Dorsale-caudale / museau-dorsale	1	1.05	1.1	1.0	1.0	.96	.94	.94	.98	.94	.97	.97	.93	.93 – 1.1	
L.S./hauteur du pédicule	8.2	7.9	7.6	8.2	8.8	8.0	8.1	8.5	8.1	8.5	8.7	8.9	9.3	7.6 – 9.3	
Pédicule: longueur / hauteur	1	.95	.93	.77	.89	.75	.93	.90	.93	.81	.85	.97	.94	.75 – 1	
ventrale-caudale / museau-ventrale	1.60	1.60	1.35	1.34	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.35 – 1.60	
S.L./plus long rayon dorsal	2.2	1.8	2.25	2.1	3.15	2.65	2.35	2.60	2.70	2.85	2.70	2.85	2.60	1.80 – 3.15	
Anale	iii, 30 (i)	iii, 30 (i)	iii, 28 (i)	iii, 27 (i)	iii, 28 (i)	iii, 29 (i)	iii, 29	iii, 28 (i)	iii, 29	iii, 29	iii, 28	iii, 28 (i)	iii, 29 (i)	iii, 27 (i) – iii, 30 (i)	
Squamation longitudinale	(8) 35 + 2?	(7) 34 + 2	(8) 33 + 3	(8) 35 + 2	?	?	?	(8) ?	(8) ?	(8) ?	?	(10) 36 + 2	?	(7-10) 33 – 36 + 2-3	
Squamation transversale	7/6	7/6½	7/7	7/7	7/7	?	?	7/7	7/7	7½/?	?	7/6	?	7-7½/6-7	
Dents maxillaires	15/18	14/17	10/12	13/14	11/12	6/7 ?	9/10	9/11	10/11	8 ?/8	?/10	10/11	8/11	6 – 18	

caudale; rayons dorsaux au nombre de ii, 9,les premiers rayons considérablement allongés en filaments chez les exemplaires adultes, atteignant la nageoire caudale une fois repliés le long du corps, la longueur du plus long filament dorsal (généralement le premier rayon ramifié) 1,8-3,15 dans la L.S.

Nageoires pectorales basses et antérieures, le plus souvent assez rapprochées des nageoires ventrales dont elles dépassent largement l'origine, formule i, 11 ou 12; nageoires ventrales basses et insérées très en avant, la distance museau-

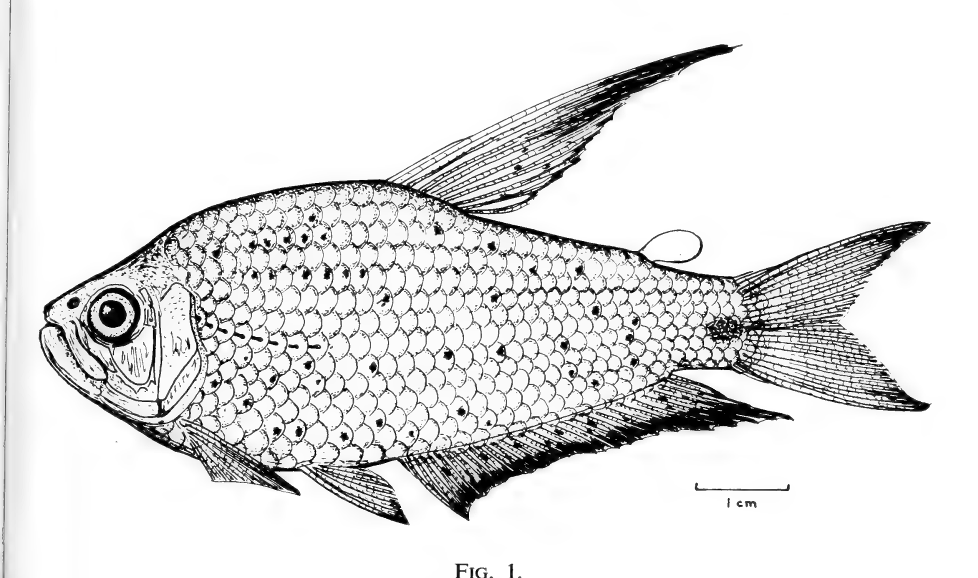


FIG. 1.

Habitus de *Pseudochalceus longianalis* sp. nov., holotype, 75 mm L.S.

ventrale 1,35-1,6 dans la distance ventrale-caudale chez l'adulte, formule i, 7 ou 8, généralement assez longues et atteignant le premier rayon anal; nageoire anale longue, insérée au niveau du milieu ou même du tiers antérieur de la nageoire dorsale, formule iii, 27-30(i); les rayons ramifiés ont la distribution suivante (N = 13): *27*: 2 ex; *28*: 4 ex.; *29*: 5 ex; *30*: 2 ex., moyenne 28,65 ± 0,25; le dernier rayon ramifié est toujours divisé jusqu'à sa base, et compté pour 1 sauf si les deux branches sont nettement distinctes. Pas de crochets sexuels observés; une rangée d'écailles relativement grandes couvre la base de la nageoire; le lobe antérieur est très peu prononcé, mais il existe un lobe postérieur consistant en un allongement filamenteux des derniers rayons, qui peuvent atteindre le niveau du milieu du lobe caudal.

Nageoire caudale modérément développée, les lobes égaux, pointus, formule 1,9/8,1, plus quelques rayons accessoires en haut et en bas; pas de crochets, de glande ou d'écaille modifiés, mais deux ou trois rangées d'écailles plutôt petites

à la base des lobes, sans que la nageoire caudale puisse être considérée comme « écailleuse » au sens de Eigenmann; nageoire adipeuse présente, grande. Pédicule caudal très court, généralement plus haut que long, sa hauteur 0,75 à 1 dans sa longueur.

Ecailles régulièrement imbriquées, les rangées d'écailles parallèles (au contraire de chez *Pseudochalceus kyburzi* Schultz); ligne latérale incomplète, ne perforant

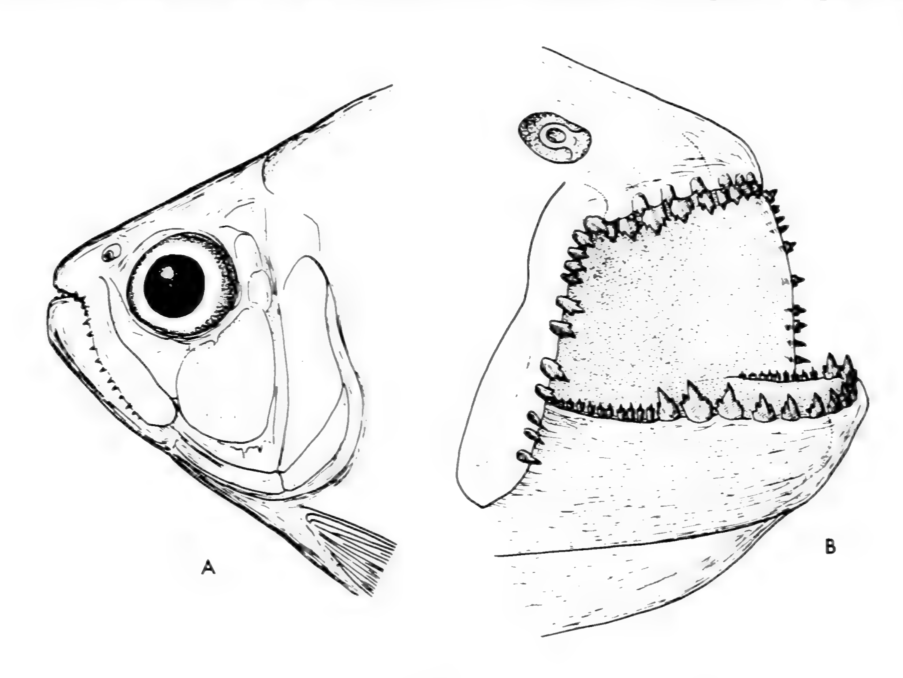


FIG. 2.

(A) Profil céphalique, et (B) denture, de *Pseudochalceus longianalis* sp. nov.

que les 7-10 premières écailles; formule longitudinale 33-36, plus 2 ou 3 petites écailles sur la base de la nageoire caudale, transversale 7 ou 7½/6 ou 7 jusqu'à la nageoire ventrale, prédorsale 11 ou 12 en comptant le long de la rangée latérale, la série prédorsale médiane étant très irrégulière, formule circumpédiculaire environ 14 et préventrale environ 14. Région prédorsale un peu anguleuse en avant de la nageoire, région préventrale plutôt arrondie en avant des nageoires; région postventrale anguleuse, mais non en forme de quille. Tête (fig. 2*a*) courte, sa longueur (membrane comprise) 3,2-3,75 dans la L.S., et sensiblement aussi haute que longue au niveau de l'occiput; œil petit chez l'adulte, le diamètre oculaire vertical 2,7-3,75 dans la longueur de la tête; espace osseux interorbitaire 2,95-3,6 dans la longueur de la tête; fontanelle antérieure étroite, fermée en avant au niveau du milieu de l'œil; maxillaire relativement long, oblique, son extrémité

atteignant le niveau du milieu de l'œil, 2,25-2,85 dans la longueur de la tête; museau plutôt court, 3,65-5,25 (mesuré en oblique) dans la longueur de la tête; narines très rapprochées l'une de l'autre; antorbitaire recouvrant en partie le maxillaire, grand sousorbitaire couvrant pratiquement la joue, et deux postorbitaires; pas de dermosphénotique ni de supraorbitaire; opercule particulièrement étroit; branchiospines normales, au nombre de 6 ou 7 en haut et de 9 ou 10 en bas, sur le premier arc. Denture (fig. 2*b*) typique du genre *Pseudochalceus*. Au prémaxillaire, 3 (parfois 2) dents tricuspidées externes et 5 dents pentacuspidées internes; au maxillaire, 6-18 dents, la première généralement plus grande que les autres et pentacuspidée, les suivantes tricuspidées, et les dernières, près de l'extrémité de l'os, coniques. Le nombre des dents maxillaires est apparemment en rapport avec l'âge des individus; le coefficient de corrélation (approximation de Spearman) est de +0,6 (maxillaire droit), +0,8 (maxillaire gauche) et +0,7 (nombre moyen des dents), en fonction de la longueur standard; la dernière valeur de +0,7 paraît significative; pour comparaison, la corrélation entre la longueur du maxillaire et la L.S. est de +0,91 (même approximation). Ces données sont à rapprocher de celles de *Pseudochalceus lineatus*, tandis qu'aucune corrélation n'apparaît chez *P. multifasciatus* (cf. GÉRY, 1972). Le nombre moyen des dents maxillaires des individus de taille supérieure à 40 mm L.S. est de 13,5.

A la mandibule, une rangée frontale de 5, 6 et parfois 7 grandes dents pentacuspidées, la 5^{e} souvent dirigée vers l'arrière et quelque peu en crochet, suivies sur les côtés de 8-10 dents beaucoup plus petites, tricuspidées.

Régressions: les constantes d'allométrie de croissance ont été estimées en traçant à vue les droites de régression après transformation logarithmique (cf. Géry, 1965). Elles concernent les grandeurs suivantes: longueur de la tête; plus grande hauteur du corps et longueur du maxillaire (fig. 3, de bas en haut); et diamètre oculaire, espace osseux interorbitaire et longueur du museau (fig. 4, de bas en haut), en fonction de la longueur standard.

Le diamètre oculaire a une allométrie très fortement minorante ($\alpha \simeq 0,50$), au moins à partir de 40 mm L.S.; chez le jeune, la constante se situe probablement vers 0,80.

La longueur de la tête a une allométrie minorante ($\alpha \simeq 0,90$).

Les quatre autres grandeurs ont une allométrie majorante relativement modérée, la hauteur et l'interorbitaire avec une constante de 1,05, le museau et le maxillaire avec une constante de 1,1; pour la hauteur, on note un point critique vers 35 mm L.S., avant lequel la croissance est peut-être fortement majorante ($\alpha \simeq 1,4$?); un point critique semblable doit être soupçonné pour le maxillaire, où la droite s'infléchit vers 50 mm L.S. et la constante d'allométrie passe de 1,2 à 1,1 environ.

Livrée: la livrée du corps de l'espèce semble intermédiaire entre celle de *P. lineatus* et celle de *P. kyburzi*. Chez la plupart des individus, malgré une teinte

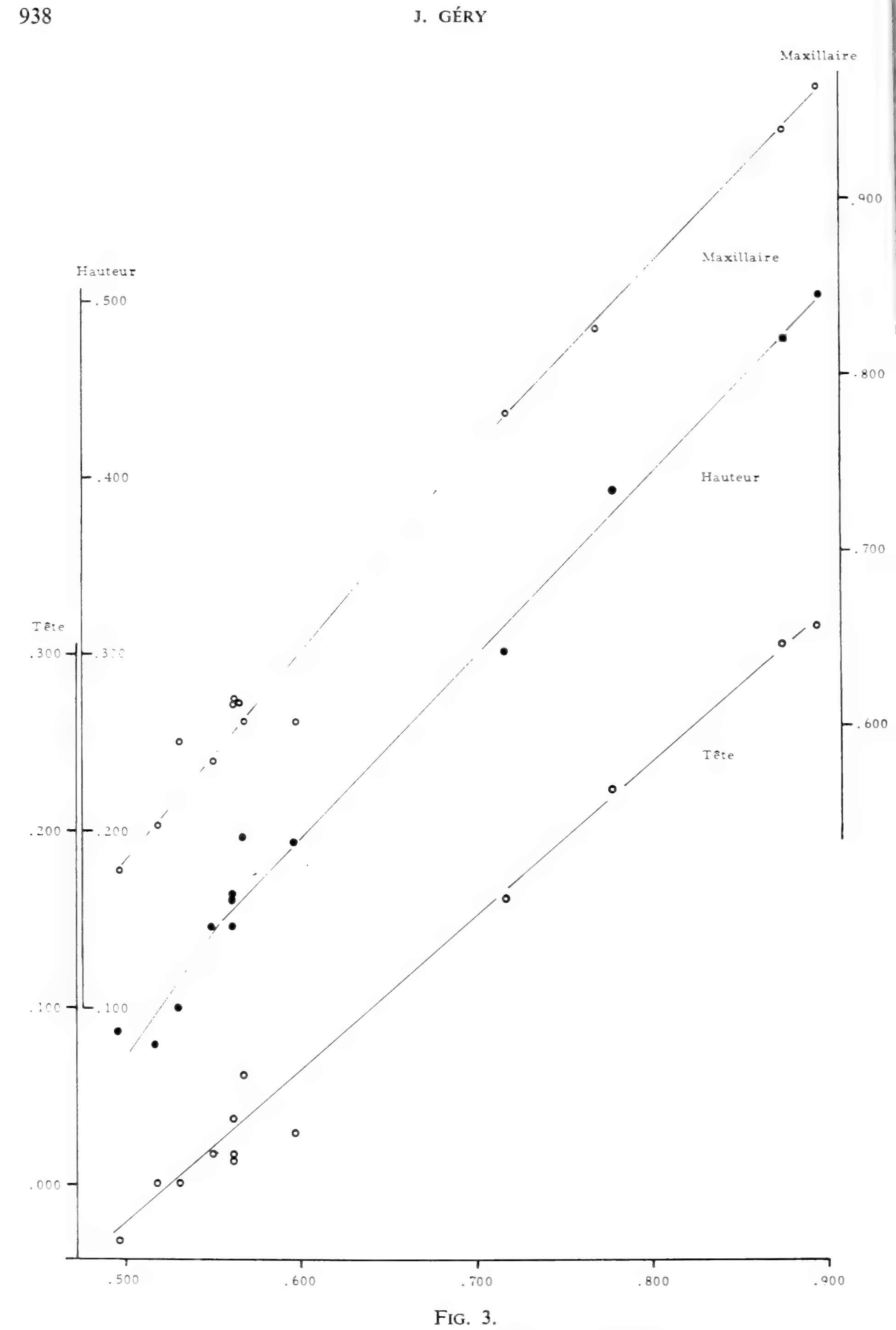


FIG. 3.

Croissances différentielles chez *Pseudochalceus longianalis* sp. nov.; de bas en haut, longueur de la tête, plus grande hauteur du corps et longueur du maxillaire, en fonction de la longueur standard; coordonnées logarithmiques.

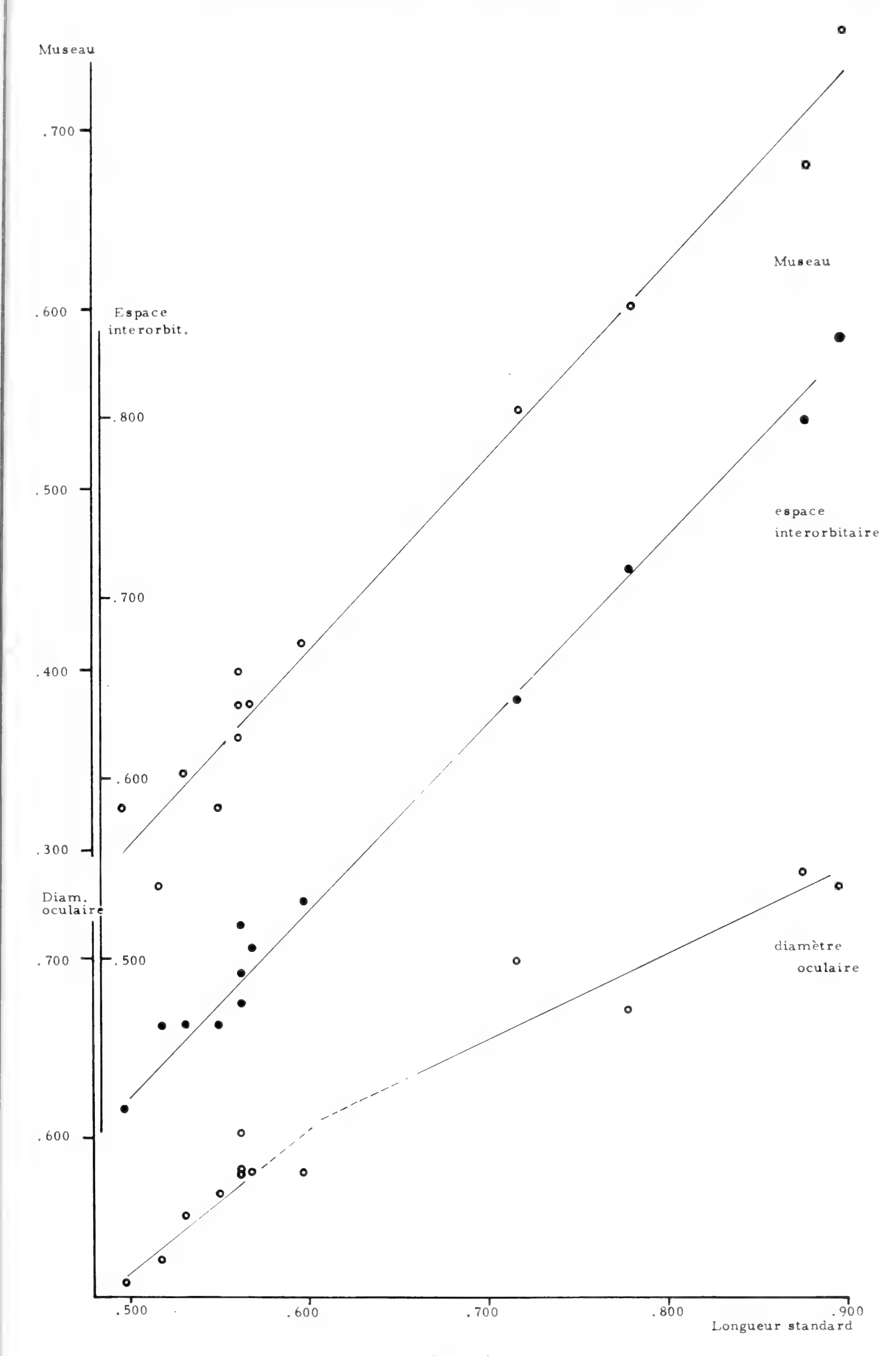


FIG. 4.

Croissances différentielles chez *Pseudochalceus longianalis* sp. nov.; de bas en haut, diamètre oculaire, espace osseux interorbitaire et longueur du museau, en fonction de la longueur standard; coordonnées logarithmiques.

brun-rouge très foncé, peut-être due à un mode de préservation particulier, on peut distinguer à la loupe la striature en zig-zag caractéristique de *P. lineatus* (et de *multifasciatus*), tandis que les taches typiques de *P. kyburzi* apparaissent beaucoup plus nettement à l'œil nu; elles sont moins nombreuses et moins grandes que chez *P. kyburzi*. On note, comme chez cette dernière espèce, une tache foncée à l'extrémité du pédicule caudal, mais ni tache humérale, ni bande longitudinale.

Le dessin des nageoires ne se retrouve chez aucune des trois espèces citées. La nageoire anale est bordée de noir, parsemée de points sombres, et les filaments postérieurs sont noirs; de même, les filaments dorsaux sont noirs et la nageoire également tachetée, un peu comme certains Cyprinodontidae (genre *Aphyosemion et al.*, par exemple). La pointe des autres nageoires et le bord de la nageoire adipeuse sont un peu noircis.

DISCUSSION

Par ses structures céphaliques, la forme des dents et le nombre de rayons aux nageoires paires, *P. longianalis* sp. nov. entre incontestablement dans le sous-genre nominal *Pseudochalceus* révisé récemment par GÉRY (1972), et dont deux espèces seulement étaient connues jusqu'à présent. La diagnose différentielle avec *Pseudochalceus lineatus* Kner & Steindachner 1863, dont l'habitat (Equateur, Prov. Esmaraldas) est à moins de 150 km au S.-O. (à vol d'oiseau), ainsi qu'avec *P. kyburzi* Schultz 1966, dont la localité typique (Colombie, rios Calima et Dagua) est à plus de 300 km au N.-E., est résumée dans le tableau suivant. Les données concernant *P. lineatus* sont de GÉRY (1972), celles de *P. kyburzi* concernent les deux paratypes en ma possession.

	P. lineatus	*P. kyburzi*	*P. longianalis* sp. nov.
L.S./hauteur	2,5-3,1	2,6-2,8	2,35-2,75
L.S./tête	3,05-3,35	3,1-3,15	3,2-3,75
Tête/interorbitaire	3,6-3,9	3,35-3,4	2,95-3,6
Tête/maxillaire	2,2-(3,75)	2,25	2,25-2,85
Anale	iv ou iii, 21-24	iii, 23-24	iii, 27-30
Squamation longitudinale (totale)	(7-9)34-36	(5-12)33-36 ?	(7-10)35-38
Squamation transversale	5-6½/3½-4½	8/6	6½-7½/6-7
Squamation prédorsale	12-13	14 ?	10-12
Nombre des dents maxillaires	jusqu'à 18-20	jusqu'à 21	jusqu'à 18
Nombre de cuspides maxillaires	3	3-5	3-5 [1]

[1] Les autres proportions, comme le diamètre oculaire, la longueur du museau, la position des nageoires dorsale et ventrales et la hauteur du pédicule caudal, sont tout à fait comparables chez les trois espèces. Il en est de même du nombre des rayons dorsaux, pectoraux et ventraux, du nombre des branchiospines, ainsi que du nombre et de la forme des dents, sauf au maxillaire.

Outre la livrée, la différence principale porte sur le nombre des rayons ramifiés à la nageoire anale, un nombre qui est très voisin de celui de *Pseudochalceus (Hollandichthys) multifasciatus*, une espèce endémique des fleuves côtiers du S.-E. du Brésil, et nettement plus élevé que celui des deux autres *Pseudochalceus* (nominal) du N.-O. de l'Amérique du Sud:

Nombres des rayons ramifiés de la nageoire anale chez les 4 espèces du genre Pseudochalceus.

	N	Marge	Moyenne	Ecart-type	Erreur standard de la moyenne
P. lineatus (in: GÉRY, 1972, sous presse)	23	21-24	22,3	0,8	0,17
P. kyburzi (in: SCHULTZ, 1966)	5	23-24	23,4	0,49	0,22
P. longianalis sp. nov.	13	27-30	28,65	0,9	0,25
P. multifasciatus, population méridionale « affinis » (in: GÉRY, 1972, sous presse)	34	26-30	27,9	0,99	0,17

Les autres différences, moins marquées, portent sur le nombre d'écailles transversales, intermédiaire entre *P. lineatus* et *P. kyburzi*, la longueur du maxillaire, le plus court des trois espèces, et le nombre des dents maxillaires, apparemment le plus faible des trois espèces. Certaines proportions paraissent enfin différentes: *P. longianalis* sp. nov. semble très légèrement plus haut, avec la tête plus courte que celle des autres espèces, et l'espace interorbitaire est apparemment plus large que celui de *P. lineatus*. Les allométries de croissance (inconnues chez *P. kyburzi*) paraissent voisines de celles de *P. lineatus*; leur comparaison est résumée dans le tableau suivant (constantes d'allométries de *P. lineatus* d'après GÉRY, 1972):

Constantes d'allométrie estimées à vue.

	P. lineatus	*P. longianalis* sp. nov.
Hauteur	1,15-1,20	1,4 puis 1,05
Tête	1	0,9
Diamètre oculaire	0,8 puis 0,5 vers 50 mm	0,8 puis 0,5 vers 40 mm
Espace interorbitaire	1,05	1,05
Maxillaire	1,30	1,2 puis 1,1
Museau	1,20	1,1

Les différences relevées plus haut sont résumées dans la clé suivante du genre *Pseudochalceus :*

a. Ventrales i, 7, rarement i, 8; pectorales i, 11 ou 12 le plus souvent; maxillaire non recouvert par le premier sousorbitaire (SO^2); grand sousorbitaire couvrant presque toute la joue chez l'adulte; dents essentiellement pentacuspidées; nombre des dents maxillaires en corrélation avec l'âge au moins chez 2 espèces: *Pseudochalceus* nominal
   b. Rayons ramifiés de l'anale 21-24; extrémité du maxillaire dépassant généralement le niveau du bord postérieur de la pupille
      c. Une striature très apparente; squamation transversale 5-6½/3½-4½ *P. (P.) lineatus*
      cc. Pas de striature, mais des taches arrondies sur le corps; squamation transversale 8 (?)/6 environ *P. (P.) kyburzi*
   bb. Rayons ramifiés de l'anale 27-30; extrémité du maxillaire ne dépassant généralement pas le niveau du centre de la pupille (striature peu apparente; des points irréguliers sur les flancs et les nageoires) *P. (P.) longianais* sp. nov.

aa. Ventrales i, 6; pectorales i, 14 le plus souvent; maxillaire partiellement recouvert par le SO^2; grand sousorbitaire très incomplet; dents tricuspidées; nombre des dents maxillaires sans corrélation avec l'âge: Sous-genre *Hollandichthys* *P. (H.) multifasciatus*

5. **Moenkhausia** sp. aff. **M. pittieri** Eigenmann 1920

1 ex., 56,5 mm L.S., Umbria, Prov. Putumayo, Colombie (alt. 400 m), coll. K. von Sneidern, 1.1948, MHNG 1226.100.

Hauteur 2,2 et tête 3,5 dans la L.S. Nageoire dorsale très en avant du milieu du corps, la distance museau-dorsale 1,25 dans la distance dorsale-caudale; dorsale ii, 9; anale iii, 22. Ecailles au bord lisse, les radii, quand ils sont présents, divergents, formule 6/33 ou 34/5, la ligne latérale complète, 3 le long du processus occipital, 9 en série prédorsale régulière. Nageoire caudale garnie d'écailles sur plus de la moitié proximale des lobes; nageoire anale apparemment sans rangée d'écailles à la base; région préventrale en partie détruite, mais apparemment non modifiée (?); les nageoires pectorales atteignent juste la racine des ventrales, les nageoires ventrales n'atteignent pas les premiers rayons de l'anale, pour autant qu'on puisse en juger étant donné l'état de la région; la nageoire dorsale, assez abîmée, paraît plus longue que celle de la plupart des espèces du genre, et certains rayons sont peut-être filamenteux.

Tête un peu aplatie accidentellement; grand sousorbitaire très incomplet, aissant une partie de la joue à nu; maxillaire de longueur moyenne, en position

presque verticale, atteignant juste le bord antérieur de l'œil; 4 dents prémaxillaires externes, 4 et 5 dents prémaxillaires internes, pentacuspidées; maxillaire dépourvu de dents. La livrée est difficile à déchiffrer chez cet individu en assez mauvais état, comme on l'a vu. Il ne semble pas y avoir de marques sur le corps; l'extrémité des filaments (?) dorsaux et le lobe anal sont noircis.

Remarques: ce spécimen a été décrit avec quelques détails dans l'espoir d'une comparaison future avec des exemplaires en meilleur état, car il se pourrait qu'il représente une espèce nouvelle. En effet, aucune des espèces du groupe *M. doceana* (dont la clé a été donnée par GÉRY, 1966, p. 104) n'est tout à fait semblable, encore que *M. tridentata*, *naponis* et surtout *pittieri* (une espèce endémique de la région du lac de Valencia au Venezuela) paraissent assez proches phénotypiquement.

6. **Brachychalcinus nummus** Böhlke 1958

2 ex., 57,5-59,5 mm L.S., Umbria, Prov. Putumayo, Colombie (alt. 400 m), coll. K. von Sneidern, 1.1964, MHNG 1226.57-58.

Hauteur 1,45-1,55 dans la L.S. Dorsale Iii, 9; anale IIii, 28. Squamation 9/35/10; deux épines pré-anales, la première triangulaire, la deuxième une simple modification d'un rayon simple. Sauf omission, le genre est nouveau pour la Colombie.

7. **Acestrorhynchus falcatus** (Bloch 1794)

1 ex., même localité que les précédents, MHNG 1226.55.

L'espèce a été signalée du Rio Méta (bassin de l'Orénoque), mais apparemment jamais des affluents amazoniens de l'Equateur et de la Colombie.

8, **Hoplias malabaricus** (Bloch 1794)

2 ex., 130 mm L.S. maximale, Hacienda Clementina, Prov. Los Rios, Equateur, coll. K. von Sneidern, 6.1964, MHNG 1227.1-2.

9. **Lebiasina bimaculata** Valenciennes (in Cuvier et Valenciennes), 1846

7 ex., 78,5 mm L.S. maximale, même localité que les précédents, MHNG 1226.59-63.

10. **Leporinus striatus** Kner 1859

1 ex., 83.5 mm L.S., Umbria, Prov. Putumayo, Colombie (alt. 400 m), coll. K. von Sneidern, 1.1948, MHNG 1226.56.

11. **Curimata troscheli** (Günther 1859)

1 ex., 100 mm L.S., Hacienda Clementina, Prov. Los Rios, Equateur, coll. K. von Sneidern, 6.1964, MHNG 1226.52.

Hauteur 3.25 et tête 3,65 dans la L.S. Ecailles crénelées, au nombre de 47-50 en ligne latérale, 7/5½ en série transversale, 18-20 en série prédorsale paramédiane, et 20 autour du pédicule caudal.

Cette espèce, caractérisée par la ligne prédorsale nue, est peut-être endémique du sud de l'Equateur (Prov. Guayas et Los Rios), car elle n'a jamais été signalée ailleurs. Le spécimen présent est conforme à la description complémentaire de Böhlke (1958, pp. 109 et 111) et de Géry (1972).

12. **Curimata species**

1 ex., 62 mm L.S., sympatrique du précédent, MHNG 1226.54.

Cet exemplaire, nettement plus petit que le précédent, est d'habitus presque identique, avec toutefois la tache pédiculaire un peu plus étroite. Il en diffère par les caractères suivants: hauteur 3,15 et tête 3,4 dans la L.S.; écailles très peu crénelées, au nombre de 43 en ligne latérale, 8/6½ en série transversale, 15 en série prédorsale et 20 autour du pédicule caudal. La bouche est dans la même position légèrement infère, mais il y a trois replis longitudinaux au palais au lieu de un.

Il n'est pas impossible qu'il fasse partie de la même population que l'individu signalé par Böhlke (1958, p. 109, n° P. 748) du Rio Balao (Guayas), dont il disait qu'il était très analogue à *C. troscheli* mais avec moins d'écailles en ligne latérale, 2 écailles de plus entre dorsale et ligne latérale, etc.

Cette espèce de *Curimata*, apparemment distincte de *C. troscheli* et peut-être non décrite, n'a pas été retrouvée dans la collection de l'Equateur décrite par Géry (1972).

Summary

Description of, and remarks upon, certain specimens of characoid fishes in the Natural History Museum in Geneva (Switzerland). Twelve Colombian and Ecuadorian species are cited or described, including a new one from South-Western Colombia, *Pseudochalceus longianalis* sp. nov.

RÉFÉRENCES

Böhlke, J. 1958. *Studies on fishes of the family Characidae*. N° 14. *A report on several extensive recent collections from Ecuador*. Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 110: 1-121, 7 pls.

Géry, J. 1965. *Sur trois approximations statistiques appliquées à la zoologie courante*. Bull. biol. Fr. Belg. 99 (2): 249-281.

GÉRY, J. 1966. *Notes on characoid fishes collected in Surinam by Mr. H. P. Pijpers, with descriptions of new forms.* Bijdr. Dierk. 35 (1965): 101-126, 2 pls.

— 1972. *Contribution à l'étude des Poissons characoïdes de l'Equateur (avec une révision du genre Pseudochalceus et la description d'un nouveau genre endémique du rio Cauca en Colombie).* Acta humboldt. (sous presse).

KNER, R. und F. STEINDACHNER. 1863. *Eine Übersicht der ichthyologischen Ausbeute des Herrn Professors Dr. Mor. Wagner in Central-Amerika.* Sber. bayer. Akad. Wiss. Sitz. 11 Juli: 220-230.

SCHULTZ, L. P. 1966. *Pseudochalceus kyburzi, a new characid fish from Colombia.* Ichthyologica 37 (1): 25-30.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 79, fasc. 2, nº 32: 947-958. — Septembre 1972

Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum. VII. Acariden und Anoetiden *(Acari)* aus Griechenland

von

S. MAHUNKA
Budapest

Mit 31 Textabbildungen

Dr. B. Hauser, Naturhistorisches Museum Genf, hat seine, im vorigen Jahr begonnene, Forschungsarbeit auch im Jahr 1971 fortgesetzt. Während einer gemeinsamen Sammelreise mit Dr. I. Löbl und Dr. V. Mahnert auf den Jonischen Inseln und auf dem Peloponnes wurden verschiedene Bodenproben gesammelt. Das Gesiebe dieser Proben wurde z.T. im Moczarsky-Winkler Apparat, z.T. aber direkt in Berlese-Apparaten ausgelesen.

In dem — durch das freundliche Entgegenkommen von Dr. B. Hauser — jetzt zur Bestimmung bekommenen Material konnte ich 3 Acarida- und 6 Anoetida Arten vorfinden, von denen 5 sich als neu für die Wissenschaft erwiesen. 2 Arten konnte ich in die bisher bekannten Gattungen nicht einreihen, deshalb wurde für sie die Aufstellung einer neuen Gattung nötig.

Nachstehend werden die Arten beschrieben und ihre Fundorte bekanntgegeben.

Gr-71/7: Zakynthos: Katastarion, Gesiebe in der Garrigue, 23.3.1971 (Hauser)
Gr-71/10: Zakynthos: Katastarion, Berleseprobe in der Garrigue, 23.3.1971 (Hauser)
Gr-71/16: Zakynthos: Berg Skopos, ca 330 m, Berleseprobe unter Zypressen, 24.3.1971 (Hauser)

Gr-71/19: Zakynthos: Berg Skopos, ca 370 m, unter Quercus, 24.3.1971 (Mahnert)

Gr-71/32: Levkas: oberhalb Phryni, ca 200, m, 27.3.1971 (Hauser)

Gr-71/54: Kephallinia: Berg Aenos, zwischen 1100 m und 1350 m, 31.3.1971 (Hauser)

Gr-71/57: Kephallinia: Sami, Gesiebe am Eingang der Höhle Phytidi, 31.3.1971 (Löbl-Hauser)

Gr-71/59: Kephallinia: Sami, Gesiebe unter Sträuchern südlich des Ortes, 31.3.1971 (Hauser-Löbl)

Gr-71/64: Kephallinia: Livadion, nahe bei der Strasse, 1.4.1971 (Hauser)

Gr-71/66: Kephallinia: Schlucht an der Strasse Livadion-Argostolion, 1.4.1971 (Hauser)

Gr-71/74: Peloponnes: Schlucht von Kalavrita, Schwemmprobe, 3.4.1971 (Löbl-Hauser)

Gr-71/75: Peloponnes: Schlucht von Kalavrita, Gesiebe unter Platanen, 3.4.1971 (Löbl)

ACARIDAE

Forcellinia flagellifera sp. nov.

Dimensionen. — Länge: 150 μ, Breite: 96 μ.

Habitus. — Körperform länglich, vorne breit abgerundet, nach hinten allmählich sich verschmälernd. Farbe hellgelb.

Dorsalansicht (Abb. 1). — Auf dem Propodosoma sitzen zwei Paar Haare, die gleich lang sind und auf der vorderen Kante des Propodosoma entspringen. Von den Haaren des Hysterosoma sind die c_1, c_2, c_3, d_1, d_2, e_1 etwas länger als die Propodosoma-Haare und die Haare e_2, f_1, f_2. Sämtliche sind lang, fadenförmig und gebogen.

Ventralansicht (Abb. 2). — Gnathosoma klein, kaum länger als breit; die Endhaare sind auch kurz. Die Apodemen sind lang, gut entwickelt; sämtliche Epimeren sind begrenzt. Die Haftplatte (Abb. 3) gleicht völlig denen der anderen Arten der Gattung *Forcellinia* Oudemans, 1924, gross, Länge zweimal so gross wie Breite, in der Mitte zweigeteilt. Hinter der Haftplatte gibt es einen Chitinstab. Die Genital- und Analöffnung sind sehr klein und schwach entwickelt. Neben der Genitalöffnung befinden sich zwei Paar ziemlich grosse Saugnäpfe.

Beine. — Die Kralle des 1. und 2. Beines (Abb. 4-5) ist dünn und lang. Hafthaar des 1. Beines ist löffelförmig, mit kurzem Stiel. Solenidium ω_1 ist verhältnismässig lang, ω_2 ist auch lang, reicht über die Hälfte des Tarsus und ist am Ende etwas verdickt.

Untersuchungsmaterial. — 1 Ex. (Holotype): Gr-71/10.

Der Holotypus wird im Naturhistorischen Museum, Genf, aufbewahrt.

Bemerkung. — Auf Grund der Haftplattenstruktur gehört die Art zur Gattung *Forcellinia*. Sie unterscheidet sich von den übrigen hierher beschriebenen Arten durch die Gestalt und Anordnung der Dorsalhaare.

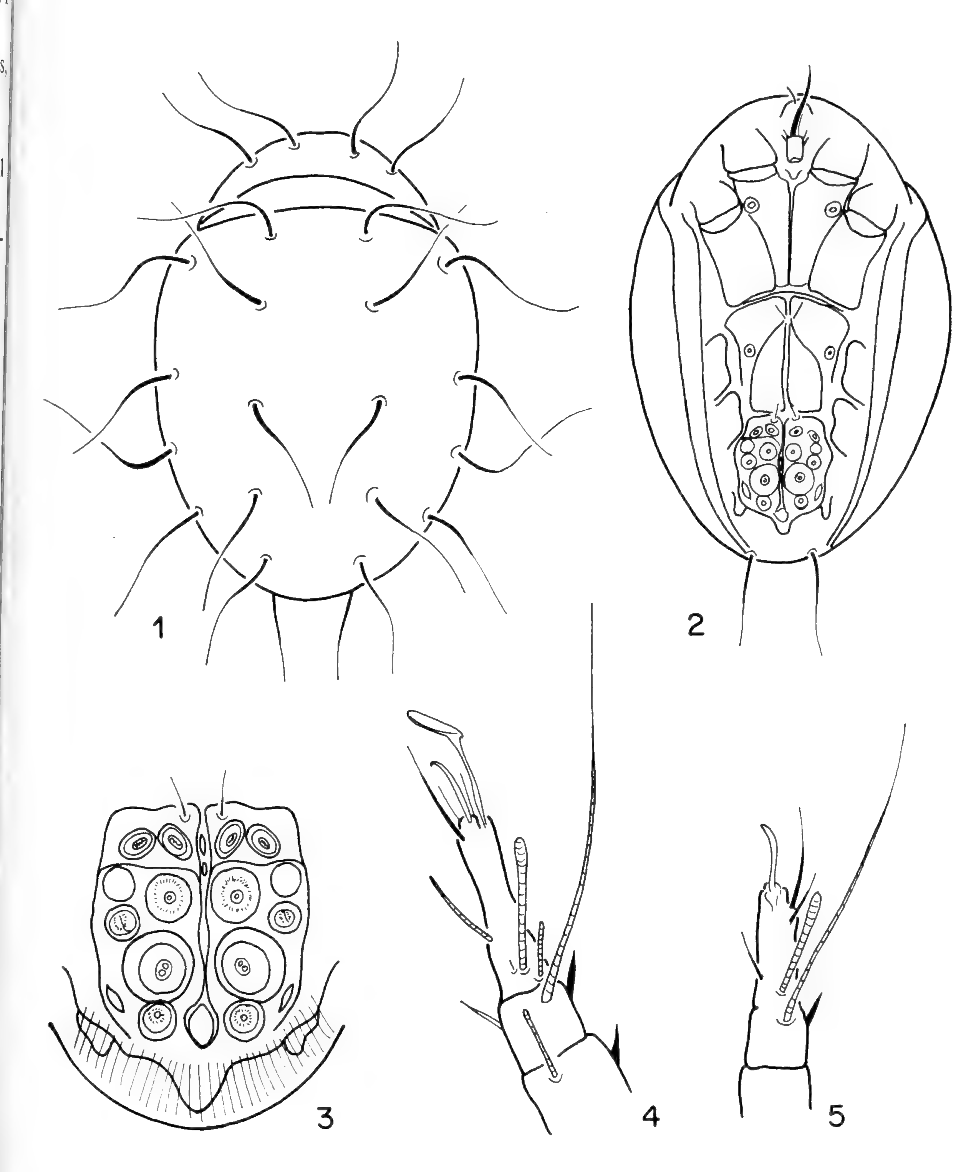


ABB. 1-5.

Forcellinia flagellifera sp. nov. 1: Dorsalseite; 2: Ventralseite, 3: Haftplatte, 4: Bein I, 5: Bein II.

Schwiebea cephallinica sp. nov.

Dimensionen. — Länge: 276—294 μ, Breite: 210—225 μ.

Habitus. — Körper breit oval, vorne und hinten gleichmässig breit ab-

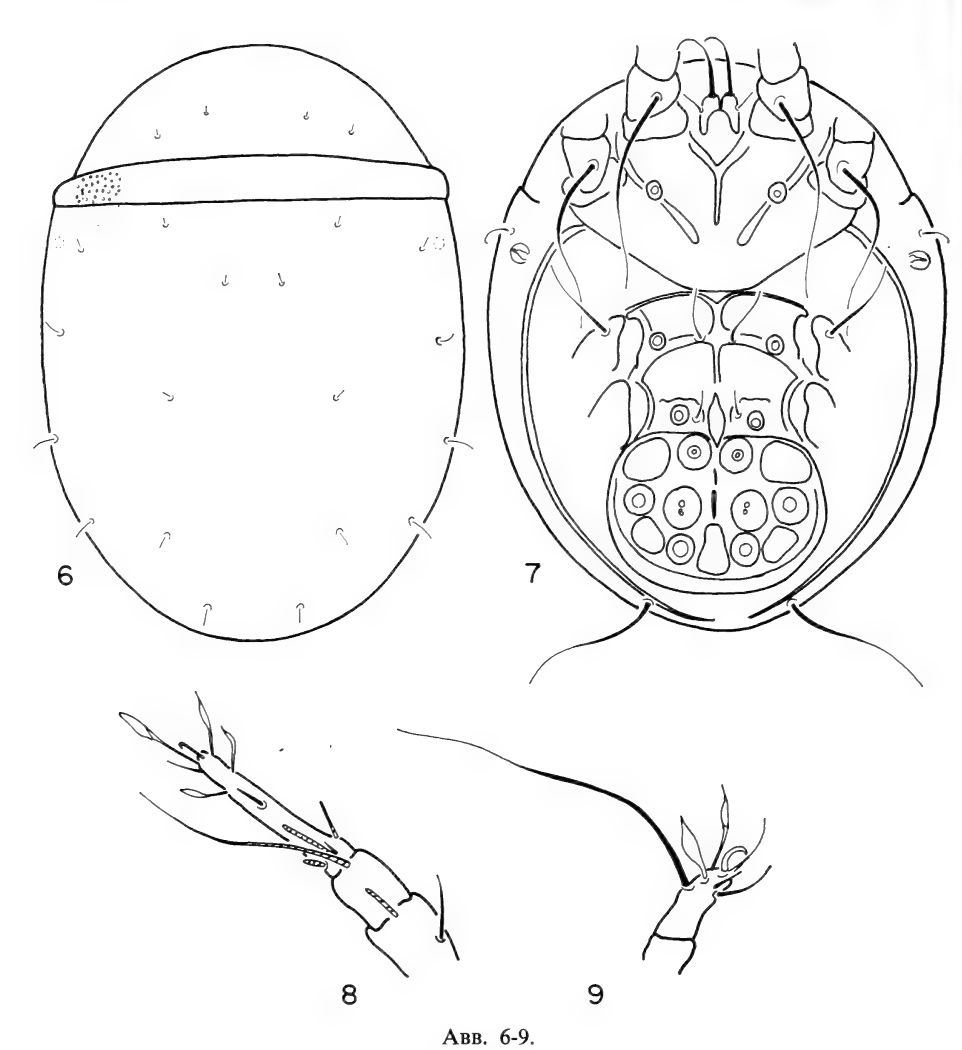


Abb. 6-9.

Schwiebea cephallinica sp. nov. 6: Dorsalseite, 7: Ventralseite, 8: Bein I, 9: Bein III.

gerundet, stark chitinisiert. Die Oberfläche des Körpers ist mit Grübchen dicht besetzt. Farbe dunkelgelb.

Dorsalseite (Abb. 6). — Auf dem halbkreisförmigen Propodosoma entspringen zwei Paar sehr kleiner Haare. Die Haare des Hysterosoma sind auch

kurz, aber am Rand des Körpers entspringende Haare sind etwas länger als die übrigen. Am Ende des Körpers entspringt 1 Paar auffallend langer aber dünner Haare.

Ventralseite (Abb. 7). — Gnathosoma sehr klein, annährend so lang wie breit. Hinterteil seines Körpers tief ausgeschnitten. Endhaare kurz. Apodemen der vorderen Sternalplatte sind kurz, enden frei, nur die sejugalen Apodemen bilden einen unvollständigen aber dünnen Bogen. Die, auf der hinteren Sternalplatte, vorhandenen Apodemen sind dick und bilden ein geschlossenes Netz. Auf der 1., 3. und 4. Epimere je ein gut entwickelter Saugnapf. Haftplatte ist gross, füllt den hinteren Teil des Körpers aus.

Beine. — Hafthaar des 1. Beines (Abb. 8) länglich oval, löffelförmig, daneben einige lanzettförmige Haare vorhanden. Solenidium ω_1 und ω_2 kurz und dünn, Tasthaar (φ_1) lang, reicht über die Spitze des Tarsus hinaus. Auf der ventralen Seite des Femur des 1. und 2. Beines befindet sich ein sehr langes Haar. Auf dem Tarsus des 3. (Abb. 9) und 4. Beines gibt es auch ein langes Haar.

Untersuchungsmaterial. — 1 Ex. (Holotype): Gr-71/64.

1 Ex. (Paratype) A-378p-71: Fundort wie bei der Holotype. Holotypus wird im Naturhistorischen Museum, Genf; Paratypus im Naturhistorischen Museum, Budapest unter Invertarnummer aufbewahrt.

Bemerkung. — Die neue Art wird hauptsächlich durch die langen Endhaare des Körpers, die Skulptur des Körpers und die Gestaltung und Form des Gnathosoma gekennzeichnet. Eine ähnliche Ausbildung war bisher unbekannt.

Schwiebea nova (Oudemans, 1905)

Diese Art ist in Europa überall verbreitet. Aus Griechland wurde sie noch nicht mitgeteilt.

Fundort: Gr-71/10.

ANOETOIDEA

Anoetus feroniarum (Dufour, 1839)

Ein Vorkommen in Griechland wurde bereits von mir erwähnt, es sollen jetzt weitere neuere Fundorte bekanntgegebenen werden. Bei einem Exemplar wurde eine interessante teratologische Gestalt beobachtet (Abb. 10).

Fundorte: Gr-71/7; Gr-71/16; Gr-71/19; Gr-71/32; Gr-71/54; Gr-71/59; Gr-71/74; Gr-71/75.

Anoetus hauseri Mahunka, 1972

Weitere neue Fundorte: Gr-71/7; Gr-71/57; Gr-71/74; Gr-71/75.

Anoetus sapromyzarum (Dufour, 1839)

Fundorte: Gr-71/32; Gr-71/57; Gr-71/74; Gr-71/75.

Anoetus samiensis sp. nov.

Dimensionen. — Länge: 150 μ, Breite: 108 μ.

Habitus. — Körper breit oval. Auf der Oberfläche des dreieckförmigen Propodosoma befinden sich einige verschieden grosse Foveolen. Die Oberfläche des Hysterosoma glatt. Farbe hellgelb.

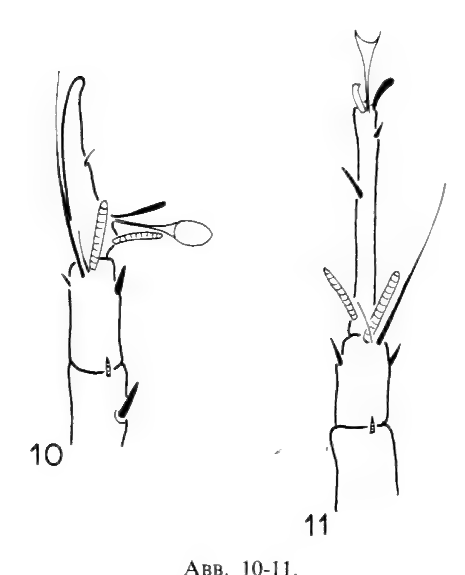


ABB. 10-11.

Anoetus feroniarum (Duf., 1839). 10: Bein I links, 11: Bein I rechts.

Dorsalseite (Abb. 12). — Der Körper des Gnathosoma zylindrisch, geradseitig. Endhaare sind sehr lang. Sämtliche Apodemen sind gut entwickelt. Sternalapodema endet weit vom Bogen der 3. Apodemen; 2. Apodema verdünnt aber erreicht diese. Hinteres Sternalapodema kurz. Auf den 1., 3. und 4. Epimeren je ein gut entwickelter Saugnapf vorhanden. Haftplatte breit, nahezu anderthalbmal so breit wie lang.

Beine. — Auf dem Tarsus des 1. Beines (Abb. 14) ist ein blattförmiges Hafthaar vorhanden, daneben befindet sich eine kleinere, aber am Ende verbreitete weitere Haftplatte. Die „Tarsalgruppe" besteht aus 4 Gliedern. Solenidium ω_1 dünn, am Ende stark gebogen. Solenidium ω_2 dick, gerade, aber kürzer als ω_1. Tasthaar (φ_1) reicht fast bis zum Ende des Tarsus. Auf dem Tarsus des 2. Beines (Abb. 15) Solenidium ω_1 ausserordentlich lang, reicht bis Zweidrittel des Tarsus. Solenidium kürzer als φ. Die Form und die Behaarung des 3. und 4. Beines sind auf Abb. 16 und 17 veranschaulicht.

Untersuchungsmaterial. — 1 Ex. (Holotype): Gr-71/57.

2 Ex. (Paratypen): Fundort wie bei der Holotype; 1 Ex. (Paratype): Gr-71/10.

Holotypus und 2 Paratypen werden im Naturhistorischen Museum, Genf, 1 Paratype (A-379p-71) wird im Naturwissenschaftlichen Museum, Budapest aufbewahrt.

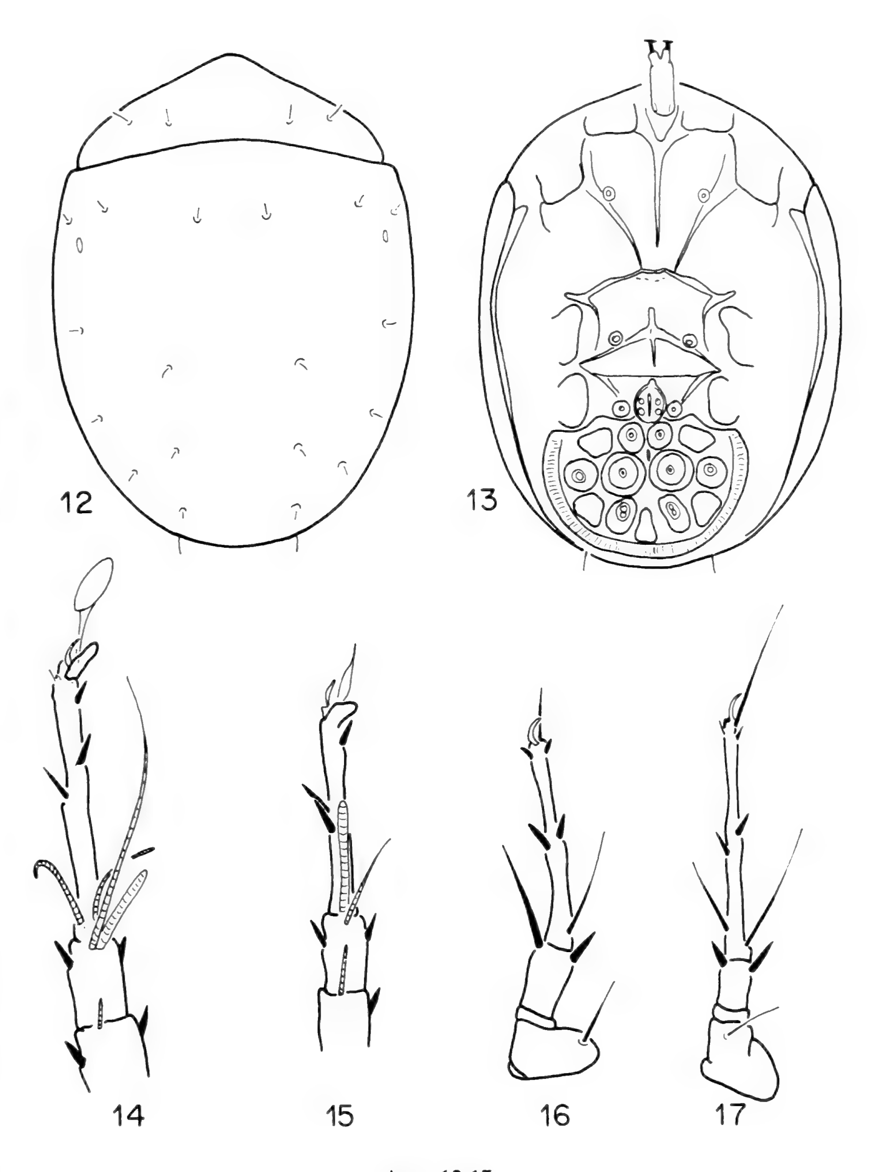


Abb. 12-17.

Anoetus samiensis sp. nov. 12: Dorsalseite, 13: Ventralseite, 14: Bein I, 15: Bein II, 16: Bein III, 17: Bein IV.

Bemerkung. — Die neue Art unterscheidet sich auf Grund der Propodosomaskulptur, der Ausbildung der Tarsalgruppe und des ausserordentlich langen Solenidium des 2. Beines von den früher beschriebenen *Anoetus*-Arten.

Hauserania gen. nov.

Diagnose. — Der Körper ist breit, vorne und hinten breit abgerundet. Oberfläche des Körpers mit dicht nebeneinander stehenden Erhöhungen bedeckt, Apodemen sind normal entwickelt. Auf der 1. und 3. Epimere je ein grosser Saugnapf vorhanden. Die Haftplatte ist sehr gross, länger als ein Drittel des Körpers. Auf dem Tarsus des 1. und 2. Beines sitzt neben der Kralle eine grosses, zweites, blattförmiges Hafthaar. Die Haare des 3. Beines sind stark verdickt.

Typische Art: *Hauserania ornata* sp. nov.

Bemerkung. — Die besondere Skulptur des Körpers, die ausserordentlich grosse Haftplatte und die Hafthaare des 1. und 2. Beines lassen sich mit keiner bisher bekannt gewordenen Gattung in Verwandschaft bringen. Trotzdem nur die Deutonymphe bekannt ist, muss für die zwei jetzt beschriebenen Arten eine neue Gattung aufgestellt werden.

Hauserania ornata sp. nov.

Dimensionen. — Länge: 201—241 μ, Breite: 149—160 μ.

Habitus. — Körperform breit oval, vorne und hinten breit abgerundet. In der Mitte des hinteren Randes des Körpers ist eine kleine Einbuchtung. Die Oberfläche des Körpers mit vieleckigen Erhöhungen. Farbe dunkelgelb. Die Beine sind noch dunkler als der Körper.

Dorsalseite (Abb. 18). — Propodosoma gross, die Haare sind kurz. Das innere Paar entspringt vor dem äusseren. Die Haare des Hysterosoma sind etwas länger, aber man kann sie schwer erkennen.

Ventralseite (Abb. 19). — Gnathosoma (Abb. 22) ziemlich kurz, am breitesten in der Nähe der Basis, von da nach vorne verschmälernd, birnenförmig. Die Apodemen sind gut entwickelt, das vordere sternale Apodema kurz, endet frei. Das 2. Apodema erreicht den Doppelbogen der 3. Apodemen. Hinteres Sternalapodema endet ebenfalls frei. Auf der Oberfläche der 1., 3. und 4. Epimere gut entwickelte Saugnäpfe vorhanden. Haftplatte sehr gross, füllt den Teil hinter dem 4. Beinpaar vollkommen aus.

Beine. — Auf dem Tarsus des 1. Beines (Abb. 20) ist das Hafthaar gross, vorne gerundet, löffelförmig. Daneben entspringt ein halb so langes Hafthaar. Die Tarsalgruppe besteht aus 4 Gliedern. Solenidium ω_1 ganz kurz, viel kürzer als φ_2. Das Hafthaar des 2. Beines (Abb. 21) und 3. Beines (Abb. 24) blattförmig. Das Endhaar des 4. Beines (Abb. 23) an der Basis etwas breit.

Untersuchungsmaterial. — 1 Ex. (Holotype): Gr-71/66.

1 Ex. (Paratype): Fundort wie bei der Holotype. Holotype befindet sich in der Sammlung des Naturwissenschaftlichen Museums, Genf, Paratype (A-380

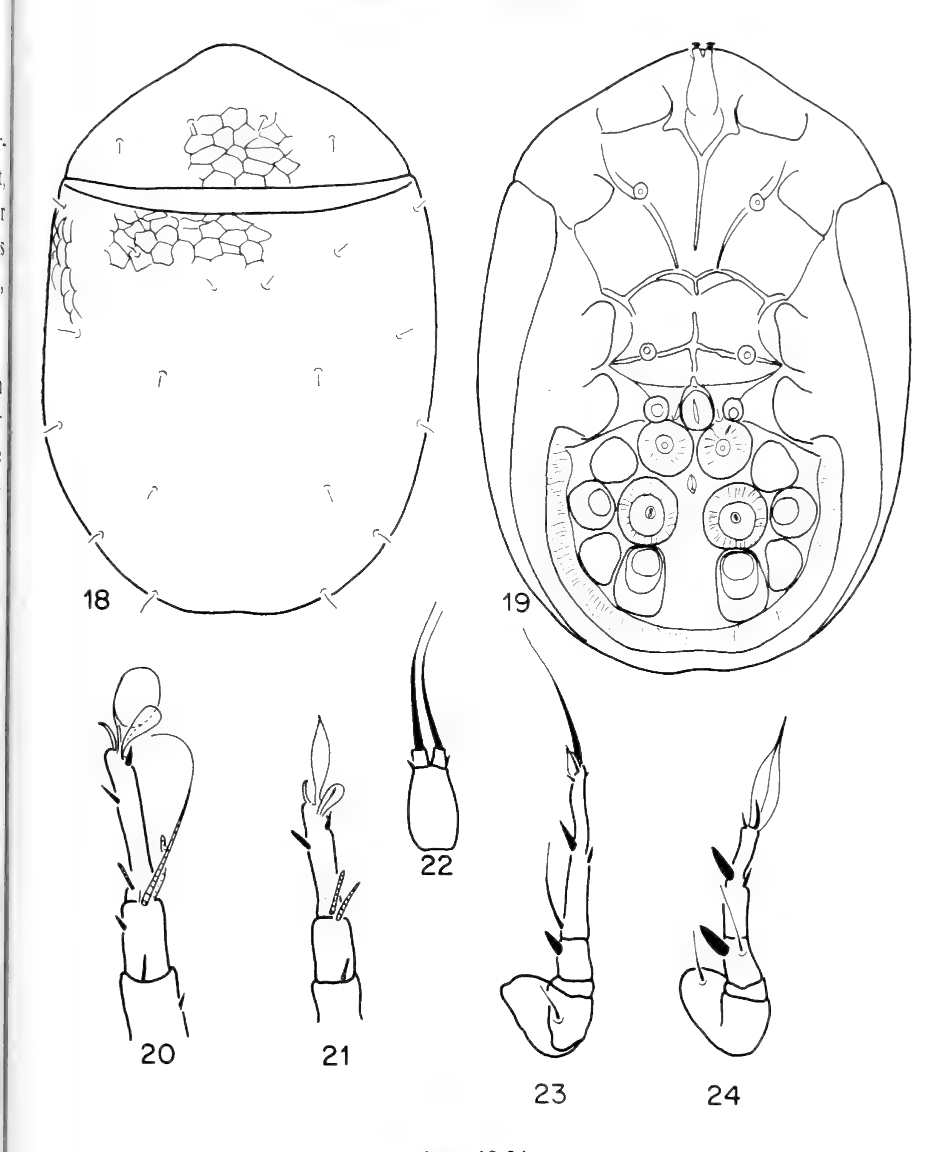


ABB. 18-24.

Hauserania ornata sp. nov. 18: Dorsalseite, 19: Ventralseite, 20: Bein I, 21: Bein II, 22: Gnathosoma, 23: Bein IV, 24: Bein III.

p-71) wird in der Sammlung des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums, Budapest, aufbewahrt.

Bemerkung. — Die neue Art steht sehr nahe zur jetzt beschriebenen anderen *Hauserania* Art. Nach der Beschreibung von *Hauserania graeca* sp. nov. gebe ich eine Differential-Diagnose.

Hauserania graeca sp. nov.

Dimensionen. — Länge: 189—219 µ, Breite: 136—155 µ.

Habitus. — Körper breit-oval, vorne und hinten breit abgerundet. Auf dem

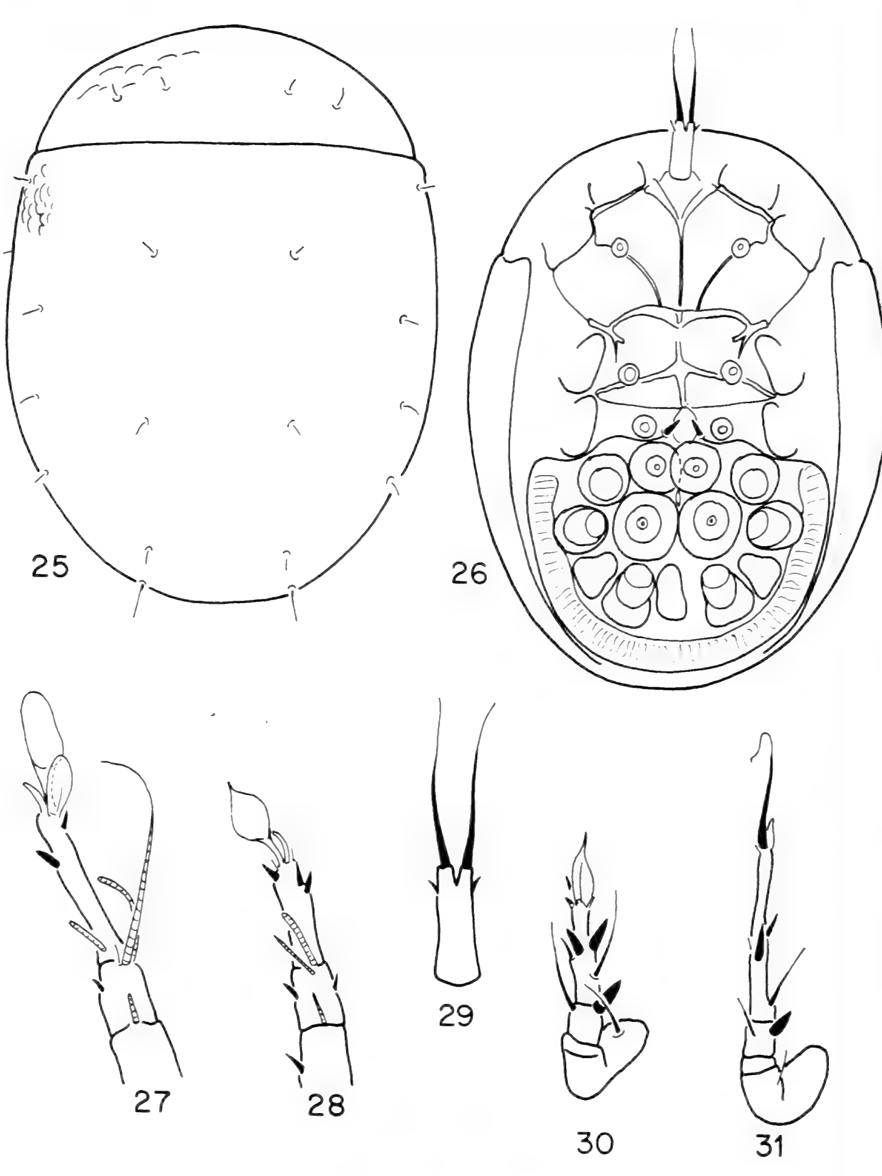


Abb. 25-31.

Hauserania graeca sp. nov. 25: Dorsalseite, 26: Ventralseite, 27: Bein I, 28: Bein II, 29: Gnathosoma, 30: Bein III, 31: Bein IV.

Propodosoma befinden sich grosse aber schütter stehende, auf dem Hysterosoma befinden sich kleinere aber dichter stehende Erhöhungen. Ein Teil in der Mitte des Hysterosoma fast glatt. Farbe dunkelgelb.

Dorsalseite (Abb. 25). — Die Haare des Körpers winzig.

Ventralseite (Abb. 26). — Der Körper des Gnathosoma zylindrisch, geradseitig (Abb. 29). Endhaare sind kurz. Die Apodemen sind gut entwickelt. Das vordere Sternalapodema erreicht fast den Bogen der 3. Apodemen. Auf der Oberfläche der 1., 3. und 4. Epimere Saugnäpfe vorhanden.

Beine. — Hafthaare des 1. Beines (Abb. 27) länglich-oval, mit kurzem Stiel. Daneben entspringt noch ein halb so langes Hafthaar. Chaetotaxie und Form des 2., 3. und 4. Beines wird auf Abbildung 28, 30 und 31 veranschaulicht.

Untersuchungsmaterial. — 1 Ex. (Holotype): Gr-71/59.

8 Ex. (Paratypen): Fundortsangaben stimmen mit denen des Holotypus überein. Holotypus und 4 Paratypen werden im Naturwissenschaftlichen Museum, Genf, aufbewahrt, 4 Paratypen befinden sich unter der Invertarnummer (A-381 p-71) in der Sammlung des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums, Budapest.

Bemerkung. — Zwischen *Hauserania ornata* und *Hauserania graeca* sind folgende Unterschiedsmerkmale vorhanden:

Hauserania ornata	*Hauserania graeca*
1. Die Skulptur besteht aus vieleckigen Erhöhungen.	1. Die Skulptur besteht aus rundlichen Erhöhungen.
2. Das Gnathosoma ist birnenförmig.	2. Das Gnathosoma ist zylindrisch, geradseitig.
3. Das vordere Sternalapodema endet weit vor dem Bogen der 3. Apodemen.	3. Das vordere Sternalapodema endet sehr nahe von dem Bogen der 3. Apodemen.

Zusammenfassung

Aus den Aufsammlungen von Dr. B. Hauser, Dr. I. Löbl und Dr. V. Mahnert in Griechenland wurden die Acarida- und Anoetida- Arten bearbeitet, von denen sich 5 neu für die Wissenschaft erwiesen und für 2 Arten wurde eine neue Gattung (*Hauserania* gen. nov.) aufgestellt.

LITERATUR

MAHUNKA, S. 1970. *2. öregcsalád: Anoetoidea. Acari. V.* Fauna Hung. 18 (9): 1-76.

— 1972. *Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum. II. Anoetiden (Acari) aus Kephallinia, Griechland.* Rev. suisse Zool. 78: 1195-1200.

SCHEUCHER, R. 1957. *Systematik und Ökologie der deutschen Anoetinen.* In: H. J. STAMMER: *Beiträge zur Systematik und Ökologie mitteleuropäischer Acarina.* 1 (1): 233-384.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 79 — FASCICULE 2

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 79 Fascicule 3 1972

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
OCTOBRE 1972

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 79 — FASCICULE 3

Rédaction

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1972:

SUISSE Fr. 225.— UNION POSTALE Fr. 230.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Tome 79, nos 33 à 59. — Octobre 1972

COMMUNICATIONS
FAITES À L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE,
TENUE À ZURICH LES 18 ET 19 MARS 1972

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN ZÜRICH DEN 18. UND 19. MÄRZ 1972

Communications publiées plus tard ou ailleurs :

Werden später oder an anderem Orte mitgeteilt :

Vaudaux, P. (Genève). Effet de l'EDTA sur le cilié *Tetrahymena pyriformis.*

Frösch, D. (Napoli). Experimente an den Chromatophorenloben von *Octopus vulgaris.*

Meylan, A. (Nyon). Caryotypes de quelques hybrides interspécifiques de *Pitymys* (Mammalia: Rodentia).

Meylan, A. et **J. Hausser** (Nyon). Les chromosomes des *Sorex* du groupe *araneus-arcticus* (Mammalia: Insectivora).

Meier, F. (Nyon). Préliminaires méthodologiques à l'étude d'une population de micromammifères au Bois de Chênes.

Schibler, U. und **R. Weber** (Bern). Eine neue Methode zur Darstellung nucleärer und cytoplasmatischer RNS-Fraktionen aus der Leber von *Xenopus*-Larven.

Kistler, A. und **R. Weber** (Bern). Untersuchungen an mitochondrialen Enzymen aus Leber und Herzmuskulatur der Maus.

Von Ledebur-Villiger, M. (Zürich). Cytologie und Nukleinsäuresynthese parthenogenetisch aktivierter Seeigeleier.

Zellweger, A., U. Ryser und **R. Braun** (Lausanne). Die ribosomalen RNA-Gene von *Physarum*: Ihre Isolation und Replikation im Zellzyklus.

Hadji-Azimi, I. (Genève). Production élevée des immunoglobulines « 19S » chez les *Xenopus laevis* porteurs de tumeurs lymphoïdes.

Schorderet-Slatkine, S. (Genève). Maturation in vitro des ovocytes d *Xenopus laevis.* Contrôle cytoplasmique induisant la rupture de la vésicule ger minale.

Went, D. F. und **R. Camenzind** (Würzburg, Zürich). Doppeleier und siame sische Zwillinge bei paedogenetischen Gallmücken.

Swiderski, Z., N. Schönenberger, M. Ody und **H. Huggel** (Genève). Zu Ultrastruktur der reifen Spermienbündel der San José Schildlaus *Aspidiotu perniciosus* Cumst.

Stebler, R. (Ittigen). Die Morphologie der apikalen Epidermis der Hinter beinknospen von sechs Anurenarten.

Büttiker, W. (Basel). Beobachtungen an Augenschmetterlingen in West Afrika.

Hofmann, A. (Zürich). Jahreszeitliche Verteilungsmuster und der Äsungs druck von Alpensteinbock, Gemse, Rothirsch und Reh in einem begrenzten Gebiet am Rande des Schweizerischen Nationalparks.

Fahrni, J. et **H.-A. Guénin** (Lausanne). Quelques observations sur l conjugaison chez *Spirochona gemmipara* Stein (Cilié Chonotriche).

Nº 33. **R. Brun** et **H. R. Kobel.** — Des grenouilles métamorphosées obtenues par transplantation nucléaire à partir du prosencéphale et de l'épiderme larvaire de *Xenopus laevis* [1].

Station de Zoologie Expérimentale et Laboratoire de Génétique animale et végétale. Université de Genève, 154, route de Malagnou, 1224 Chêne-Bougeries

Nous remercions vivement M. le professeur M. FISCHBERG pour les conseils t critiques qu'il a bien voulu nous exprimer au cours de la réalisation du présent ravail.

Nous remercions également Mlle C. LOUMONT et M. J. BOURNE pour leur xcellente aide.

INTRODUCTION

La technique de transplantation nucléaire, appliquée à différentes espèces de batraciens a montré qu'une blastula contient encore beaucoup de cellules dont les noyaux sont totipotentiels après transfert dans le cytoplasme d'un œuf énucléé de la même espèce. Plus le développement de l'embryon donneur est avancé, plus il est difficile de trouver un noyau capable de donner un développement normal. L'embryogenèse d'un tel zygote artificiel est souvent anormal ou s'arrête à des stades précoces tels que blastula ou jeune gastrula.

Le travail de GURDON 1962 a toutefois montré que des cellules à noyaux totipotentiels sont présentes dans l'épithélium de l'intestin de têtards qui commencent à se nourrir. En prenant les cellules de cet épithélium, GURDON et ÜHLINGER 1966 ont obtenu des grenouilles fertiles.

Nous nous sommes demandés s'il était également possible de trouver des cellules à noyaux totipotents dans d'autres tissus larvaires ou si celles-ci n'étaient présentes que dans la population choisie par GURDON et ÜHLINGER 1966. A cet effet nous avons testé le prosencéphale de neurulae avancée (stade 22, NIEUWKOOP et FABER 1967) et l'épiderme au stade de l'éclosion (stade 36/42).

---

[1] Travail exécuté avec l'aide du Fonds national suisse de la recherche scientifique. nº 3.60.68.

Matériel et Méthodes

Pour la technique de transplantation nous avons suivi les indications de Elsdale et al. 1960. La dissociation des tissus a été effectuée dans la solution de Barth et Barth 1959. Pour contrôler l'efficacité de l'irradiation, nous avons utilisé le marqueur trouvé par Elsdale et al. 1958 de façon identique à celle de Gurdon et al. 1958. Nous employons le terme de *premier transfert* pour la transplantation de cellules provenant directement du donneur et le terme de *transplantation en série* pour la transplantation de cellules des blastulae issues elles-mêmes d'un transfert.

Résultats

Comme le tableau l'indique, nous avons obtenu des grenouilles adultes avec les deux types de donneurs utilisés. Les trois grenouilles, issues toutes de la même cellule épidermique, sont fertiles.

Noyaux testés par premier transfert et transpl. en série

Donneurs	Nombre de Donneurs	Nombre de Transpl.	Stade atteint			Dévelop. Maximal
			Blast.	Gast.	Neur.	
prosencéph. stade 22						
1er transfert	5	187	11	0	0	blast.
tr. en série	6	670	111	66	56	grenouille adulte
Epiderme std. 36/42						
1er transfert	11	440	8	2	0	gastr.
tr. en série	7	577	79	22	19	grenouille adulte

Discussion

L'occurence dans divers tissus (prosencéphalon, épidermis, intestin) de cellules somatiques à noyaux totipotentiels, même aux stades avancés de l'embryogenèse, peut être interprété de différentes manières. En considérant l'idée de

WEISMANN (1885) selon laquelle la différentiation cellulaire serait due à une distribution différentielle du matériel génétique que seul la lignée germinale posséderait dans son intégrité, les cellules dont le noyau est pleinement capable de remplacer le noyau du zygote après transplantation doit être qualifiée de cellules non différenciées. Cette hypothèse est soutenue par le fait que l'on trouve un contenu différent en chromatine entre les cellules somatiques et les cellules germinales chez *Ascaris* (BOVERI, 1887) et chez les *Cecidomyidae* (GEYER-DUSZYNSKA 1959, BANTOCK 1961, 1970) qui semble montrer l'existence d'une telle relation entres les différences quantitatives et qualitatives (TOBLER, 1972) de matériel héréditaire et la différentiation cellulaire. L'élimination de chromatine crée une différence entre les cellules somatiques et les cellules germinales au niveau de l'ADN, mais les deux lignées se différencient ensuite sans que d'autres éliminations de ce genre interviennent, montrant que cette élimination chromatique ne peut être qualifiée de mécanisme général de différentiation.

Les travaux de LOEB 1894, de DRIESCH 1891 et surtout celui de SPEMANN 1928 ont montré la totipotentialité des noyaux jusqu'au stade de 8 à 16 cellules. BRIGGS et KING (1952) et FISCHBERG et al. (1958) à l'aide de transplantations nucléaires, ont repris le problème pour les stades plus avancés. Chez *Rana pipiens* comme chez *Xenopus laevis* la chance d'obtenir des têtards normaux par transplantation nucléaire décline rapidement en utilisant comme donneurs des cellules de stades gastrula-neurula. Ces auteurs ont interprété ces résultats comme une perte d'information génétique due à la différentiation tout en admettant la possibilité, d'attribuer cette diminution de totipotentialité à l'activité mitotique des cellules utilisées (BRIGGS and KING 1952, 1957). Cette dernière interprétation tient compte du changement de l'activité mitotique pendant le développement de l'embryon qui réduirait ainsi la chance de trouver un noyau qui serait dans une phase du cycle cellulaire adéquate, lui permettant d'entrer en mitose dans un délai relativement court après sa transplantation.

Ces deux interprétations ne s'excluent à notre avis pas mutuellement. En effet, des cellules génétiquement totipotentes comme par exemple les spermatogonies (SMITH, 1965, DI BERARDINO et HOFFNER, 1971) peuvent être dans une phase qui ne se prête pas à la transplantation. Par contre, il se pourrait que des noyaux de cellules différenciées se trouvent dans une phase favorable à la transplantation notamment pour initier le développement, sans toutefois être capable de prendre part à une embryogenèse normale. Une troisième interprétation qui s'applique aux résultats de GURDON 1962 et GURDON et ÜHLINGER 1966 fut donnée par DI BERARDINO et KING 1967, selon laquelle le succès total serait dû à la chance de transplanter une cellule germinale, lesquelles peuvent se trouver encore dans la population de cellules endodermiques utilisées par GURDON et ÜHLINGER 1966. Etant donné que nous avons reçu des grenouilles adultes à partir du prosencéphale et de l'épiderme larvaire, cette interprétation peut être exclue.

Pour savoir si oui ou non un noyau d'une cellule différenciée peut encor diriger une embryogenèse normale en coopération avec le cytoplasme de l'œu il faut utiliser un type de cellule dont on connaît non seulement l'état de di férentiation (p. ex. mélanophores: KOBEL, BRUN et FISCHBERG. En préparation mais aussi la phase du cycle cellulaire dans laquelle elle se trouve au moment de l transplantation nucléaire.

RÉSUMÉ

La technique de transplantation nucléaire a montré que des cellules à noyau totipotents ne se trouvent pas exclusivement dans l'épithélium de l'intestin larvair (GURDON et ÜHLINGER, 1966) mais sont présentes dans la population cellulair du prosencéphale d'une neurula avancée et dans l'épiderme des têtards au stad de l'éclosion.

SUMMARY

The technic of nuclear transplantation reveals the presence of totipotentia cell nuclei not only in the larval gut epithelium (GURDON and ÜHLINGER, 1966 but also in the population of the prosencephalon of advanced neurula stag and in the epidermis of hatching tadpole.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Methode der Kerntransplantation erlaubt es nachzuweisen, dass Zelle mit totipotenten Zellkernen nicht auf das larvale Darmepithelium beschränk sind, (GURDON und ÜHLINGER, 1966), sondern auch im Prosencephalon späte Neurulastadien, und in der Epidermis geschlüpfter Larven vorkommen.

RÉFÉRENCES

BANTOCK, C. R. 1961. *Chromosome elimination in Cecidomyidae*. Nature, 190: 466-467

— 1970. *Experiments on Chromosome elimination in the Gall midge Mayetiol destructor*. J. Embryol. Exp. Morphol. 24: 257-284.

BARTH, L. G. and L. J. BARTH. 1959. *Differentiation of Cells of Rana pipiens Gastrul in Unconditioned Medium*. J. Embryol. Exp. Morphol. 7: 210-222

BOVERI, Th. 1887. *Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eie von Ascaris meg*. Anat. Anz. 2: 688-693.

BRIGGS, R. and T. J. KING. 1952. *Transplantation of living nuclei from Gastrula cells into enucleated frogs' eggs.* Proc. Acad. Sci. (U.S.). 38: 455-463.

— 1957. *Changes in the Nuclei of differentiating Endoderm Cells as Revealed by Nuclear Transplantation.* J. Morphol. 100: 269-312.

— 1960. *Nuclear Transplantation Studies on the Early Gastrula (Rana pipiens).* Dev. Biol. 2: 252-270.

DI BERARDINO, M. A. and T. J. KING. 1967. *Development and Cellular differentiation of Neural Nuclear-Transplants of known Karyotype.* Dev. Biol. 15: 102-128.

— and N. HOFFNER. 1971. *Developmental and Chromosomal constitution of Nuclear-transplants derived from Male Germ Cells.* J. exp. Zool. 176: 61-72.

DRIESCH, H. 1891. *Entwicklungsmechanische Studien I. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwichlung. Experimentelle Erzeugung von Teil-und Doppelbildungen.* Z. Zool. 53.

ELSDALE, T. R., M. FISCHBERG and S. SMITH. 1958. *A Mutation that Reduces Nucleolar Number in Xenopus laevis.* Exp. Cell Res. 14: 642-643.

— J. B. GURDON and M. FISCHBERG. 1960. *A description of the Technique for Nuclear Transplantation in Xenopus laevis.* J. Embryol. Exp. Morphol. 8: 437-444.

FISCHBERG, M., J. B. GURDON and T. R. ELSDALE. 1958. *Nuclear Transfer in Amphibia and the problem of the Potentialities of the nuclei of Differentiating Tissues.* Exp. Cell Res. Suppl. 6: 161-78.

GEYER-DUSZYNSKA, J. 1959. *Experimental research on chromosome elimination in Cecidomyidae (Diptera).*

GURDON, J. B., T. R. ELSDALE and M. FISCHBERG. 1958. *Sexually Mature Individuals of Xenopus laevis from Transplantation of single Somatic Nuclei.* Nature, Vo. 182: 64-65.

— and V. UEHLINGER. 1966. *"Fertile" Intestine Nuclei.* Nature, 210: 1240-1241.

LOEB, J. 1894. *Über eine einfache Methode, zwei oder mehr zusammengewachsene Embryonen aus einem Ei hervorzubrigen.* Plügers Arch. 55: 525-530.

NIEUWKOOP, P. D. and J. FABER. 1967. *Normal Table of Xenopus laevis (Daudin).* North Holland Publishing Comp. Amsterdam.

SMITH, L. D. 1965. *Transplantation of the Nuclei of primordial germ cells into enucleated eggs of Rana pipiens.* Proc. Acad. Sci. (U.S.) 54: 101-107.

SPEMANN, H. 1928. *Die Entwicklung seitlicher une dorso-ventraler Keimhälften bei verzögerter Kernversorgung.* J. Zool. 132: 105-134.

TOBLER, H. 1972. *The problem of Genetic Identity of different Cell Types.* In "*Nucleic Acid Hybridization and the Study of Cell Differentiation*". H. Ursprung editor. Vol. 3 of "*Results and Problems in Cell Differentiation*". Springer-Verlag Heidelberg 1972 (in press).

WEISMANN, A. 1885. *Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung.* G. Fischer, Jena.

N° 34. **Bernard Dufour.** — Adaptations du terrier d'*Apodemus sylvaticus* à la température et à la lumière. Mammalia, Muridae. [1] (Avec 3 figures dans le texte).

Institut de Physiologie de l'Université de Lausanne.

Dans un travail précédent, nous avons montré qu'il était possible de quantifier la construction du terrier d'un petit rongeur à l'aide d'une technique de moulage (Dufour, 1971). Entre autres observations on avait noté: approfondissement du nid lors d'un abaissement de la température et l'apparition de nids de surface chez les mâles en l'absence de lumière.

Le présent travail a pour but de mettre en évidence les effets de la température et de la lumière sur d'autres caractéristiques de la construction du terrier.

Les conditions d'expérimentation ont été les suivantes:

— 8 terrarium dont la forme, la surface et l'éclairage sont rigoureusement identiques permettent d'examiner simultanément 8 animaux isolés.

— La température varie entre 10 et 25° C au cours de l'année.

— L'humidité de la terre est maintenue à un degré élevé.

— L'éclairage diurne est fourni par 8 tubes au néon de 40 watt produisant un éclairement de 100 lux au niveau du sol, tandis que 2 tubes de 20 watt donnent un éclairement nocturne de 2,5 lux (permettant l'observation des animaux).

— La photopériode est corrigée au début de chaque mois.

L'étude de 11 Mulots, 5 mâles et 6 femelles, a permis d'aboutir aux résultats suivants:

1. Le poids total de la paraffine ayant moulé le terrier mesure son volume et varie en fonction de la température: les terriers d'hiver sont beaucoup plus volumineux que les terriers d'été. La figure 1 montre cette corrélation significative à 0,01 pour un groupe de 3 mâles ($r = 0,75$ avec 12 d.d.1).

   Chez 2 femelles, dont l'activité est beaucoup plus variable, la corrélation est significative à 0,05 ($r = 0,44$ avec 20 d.d.1).

[1] Travail bénéficiant de l'aide du Fonds National Suisse pour la Recherche Scientifique. (Crédit 3.240.69).

2. Le volume du nid varie fortement et entraîne une variation importante du nombre de feuilles mortes introduites par l'animal.

En divisant le nombre de feuilles par le poids du nid, on obtient un paramètre qui est l'expression du rembourrage. Cette valeur varie au cours des saisons, en fonction de la température.

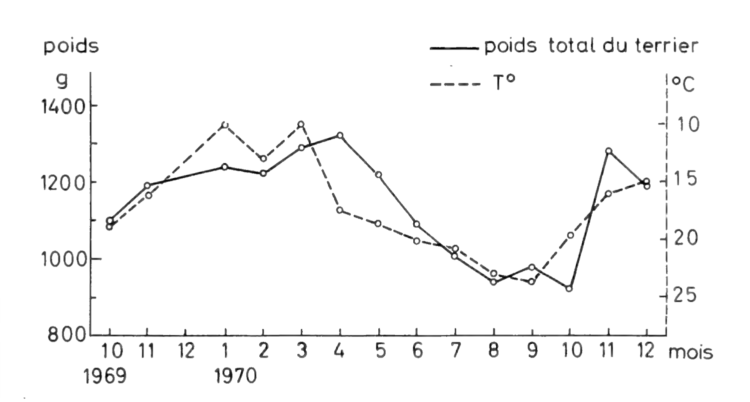


FIG. 1

* Volume mesuré par le poids de paraffine.

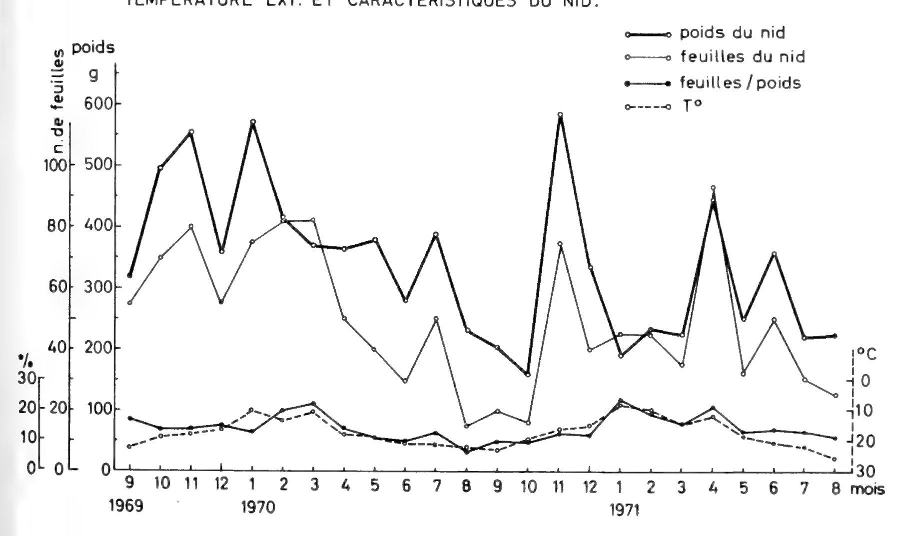


FIG. 2

La corrélation température-rembourrage du nid est assurée pou 8 animaux sur les 11.

La figure 2 présente les caractéristiques du nid d'un mâle. La corrélatio ($r = 0,64$ avec 25 d.d.l.) est significative à 0,01.

3. En l'absence de lumière, les nids sont moins profondément situés: les mâle nichent en surface, et le nid des femelles, dont la plupart restent sous terre est sensiblement moins profond.

On peut aussi constater dans les deux sexes une très forte augmentatio de l'utilisation des feuilles mortes, tant pour le camouflage de l'entrée de galeries que pour le tapissage du nid.

Dans ces mêmes conditions, on observe encore une augmentation de constructions secondaires: trous, essais de creusage et petits boyaux isolés

La figure 3 compare les activités de 5 mâles et 6 femelles en présence e en l'absence de lumière.

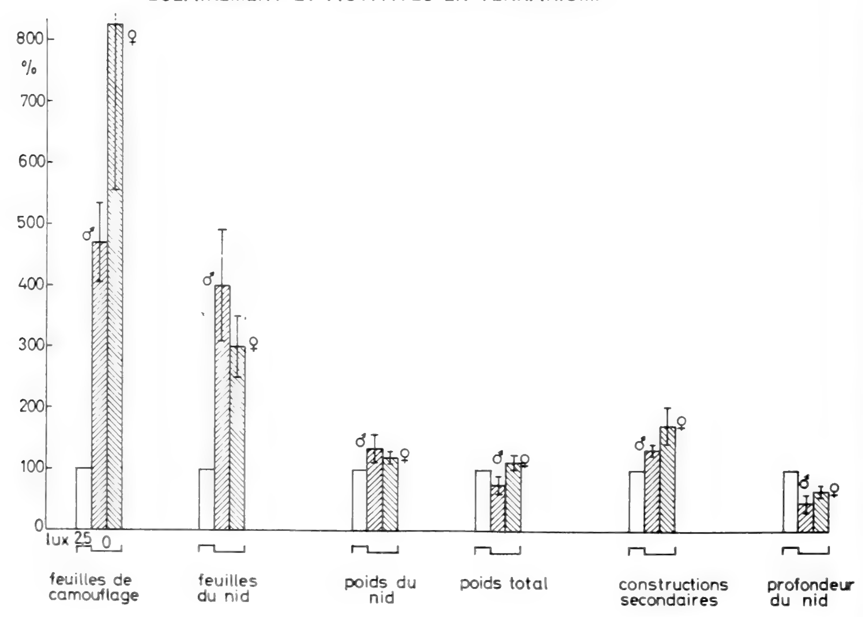


FIG. 3

CONCLUSIONS

Etant donné que la thermorégulation interne des petits rongeurs non hibernants est peu efficace et ne suffit pas pour lutter contre les grands froids ou les grandes chaleurs (MALAN et HILDWEIN, 1971; SEALANDER, 1952) il n'est pas

surprenant de trouver chez eux une thermorégulation comportementale très développée qui leur permet de créer un environnement très stable. (Gelineo, 1957; Hayward 1965; Stark, 1963).

D'autre part, l'utilisation accrue des feuilles et l'augmentation des constructions secondaires témoignent d'une activité de surface très importante en l'absence de lumière. (Un Mulot transporte alors jusqu'à 400 feuilles, une à une).

Rappelons une étude de Blair (1951) qui observait que la fréquence de capture de Peromyscus polionotus était bien plus élevée lors des nuits obscures que lors des nuits claires, l'éclairement nocturne étant selon l'auteur le facteur principal modifiant l'activité de ce rongeur nocturne.

BIBLIOGRAPHIE

Blair, W. F. 1951. *Population structure, social behaviour and environmental relations in a natural population of the Beach Mouse (Peromyscus polionotus leucocephalus).* Contr. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich. 48: 1-47.

Dufour, B. 1971. *Données quantitatives sur la construction du terrier chez Apodemus sylvaticus L.* Rev. Suisse Zool. 78: 568-571.

Eibl Eibesfeldt, I. 1955. *Angeborenes und Erworbenes im Nestbauverhalten der Wanderratte.* Naturwissenschaften 42: 633-634.

Eisentraut, M. 1928. *Bau des Hamsters.* Z. Säugetierk. 3: 172-208.

Gelineo, S. et A. 1957. *La température du nid du Rat et sa signification biologique.* Bull. Acad. Serbe Sc. Nat. 4: 197-210.

Hayne, D. W. 1936. *Burrowing habits of Peromyscus polionotus.* J. Mammal. 17: 420-421.

Hayward, J. S. 1965. *Microclimate and its adaptative significance in six geographic races of Peromyscus.* Canad. J. Zool. 43: 341-349.

Kalabukhov, N. I. 1937. *Some physiological adaptations of the mountain and plain forms of the Wood Mouse (Apodemus sylvaticus L.) and other species of mouse-like rodents.* J. Anim. Ecol. 6: 254-272.

Kovach, J. K. 1971. *Ethology in the Soviet Union.* Behaviour 39: 237-265.

Layne, J. N. 1969. *Nest-Building in three species of Deer Mice, Peromyscus.* Behaviour 35: 288-303.

Malan, A. et G. Hildwein. 1971. *Régulation thermique imparfaite de petits rongeurs en ambiance chaude.* J. de Physiologie 63: 334-335.

Pisano, R. G. and T. I. Storer. 1948. *Burrows and feeding habits of the Norway Rat.* J. Mammal. 29: 374-383.

Sealander, J. A. 1952. *The relationship of nest protection and huddling to survival of Peromyscus at low temperature.* Ecology 33: 63-71.

Smirnov, P. K. 1968. *Ecological-physiological investigation of some rodent species.* Leningrad: Nauka.

Stanley, M. 1971. *An Ethogram of the Hopping Mouse, Notomys alexis.* Z. Tierpsychol. 29: 225-258.

Stark, H. E. 1963. *Nesting habits of the California Vole, Microtus californicus, and microclimatic factors affecting its nests.* Ecology 44: 663-669.

No 35. **Max Frischknecht** und **Rüdiger Wehner.** — Phototaktische Spontanwahlen von *Apis mellifera* zwischen Kreisscheiben variierender Grösse und Leuchtdichte. (Mit 7 Textabbildungen)

Zoologisches Institut der Universität Zürich

Untersuchungen über den Einfluss der Reizlichtintensität auf die phototaktische Reaktion lassen sich prinzipiell in zwei Gruppen einteilen: entweder kann

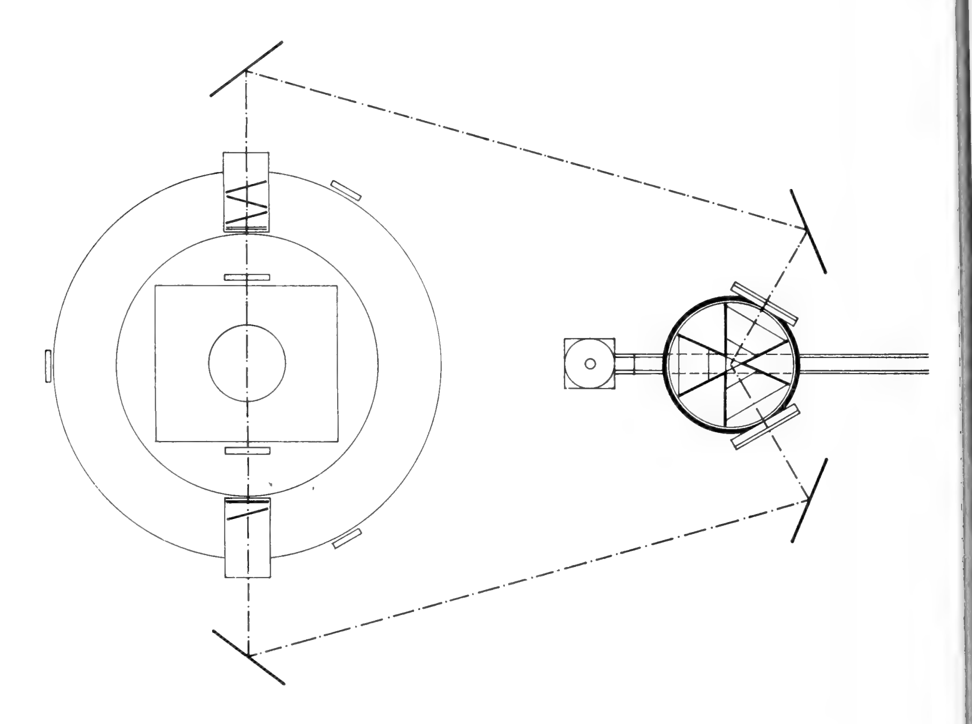


ABB. 1.
Versuchsanordnung. Links: Reizapparatur mit Xenon-Hochdrucklampe und drehbarem Filterhalterring, rechts: die Testapparatur und der Einlaufkanal. Erklärungen siehe Abb. 2.

der Einfluss der Variation der Intensität bei konstanter räumlicher Verteilung des Reizlichtes oder der Einfluss der Variation der räumlichen Verteilung des Reizlichtes bei konstanter Beleuchtungsstärke geprüft werden. Nachdem sich LABHART und WEHNER (1972) der ersten Fragestellung zugewandt haben, soll hier die zweite behandelt werden.

Die Versuchsanordnung lässt sich in Test- und Reizapparatur gliedern (Abb. 1). Die Reizapparatur besteht im wesentlichen aus einer Xenon-Hochdrucklampe XBO 450 W und mehreren in die Strahlengänge geschalteten Wärmefiltern,

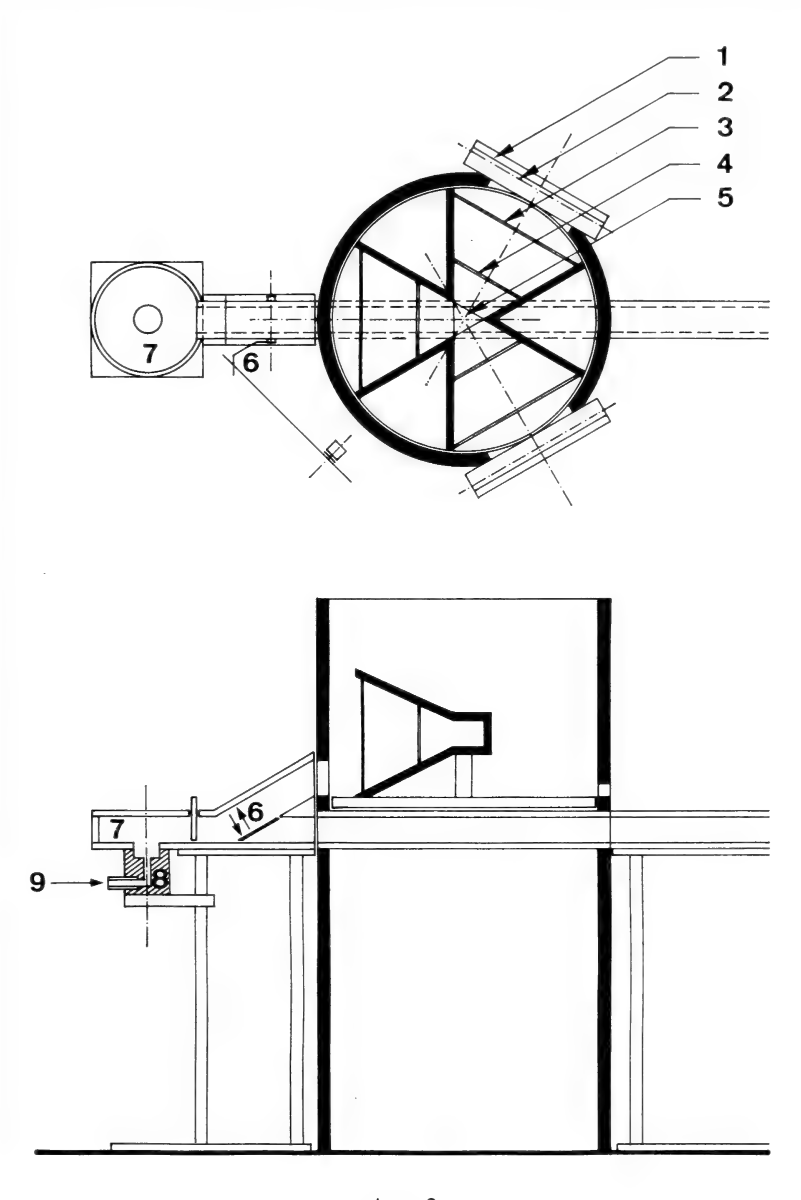


ABB. 2.

Testapparatur. Masstab 1: 4. 1. Mattscheibe. 2. Irisblende. 3. UV-durchlässiger Plexiglasschieber. 4. Mattschwarzer Halbkarton. 5. Entscheidungspunkt. 6. Auflassvorrichtung. 7. Futterplatz. 8. Futterblock. 9. Zuckerwasserzufuhr.

Quarzglaslinsen und Quarzglasneutralfiltern (Emissions- und Transmissionsspektren siehe Abb. 3). Die Testapparatur setzt sich aus einem Zylinder nnd einem darin frei rotierbar gelagerten Y-Kanal zusammen (Abb. 2). Da die Bienen zwischen verschiedenen Kreisgrössen bei konstanter Beleuchtungsstärke im

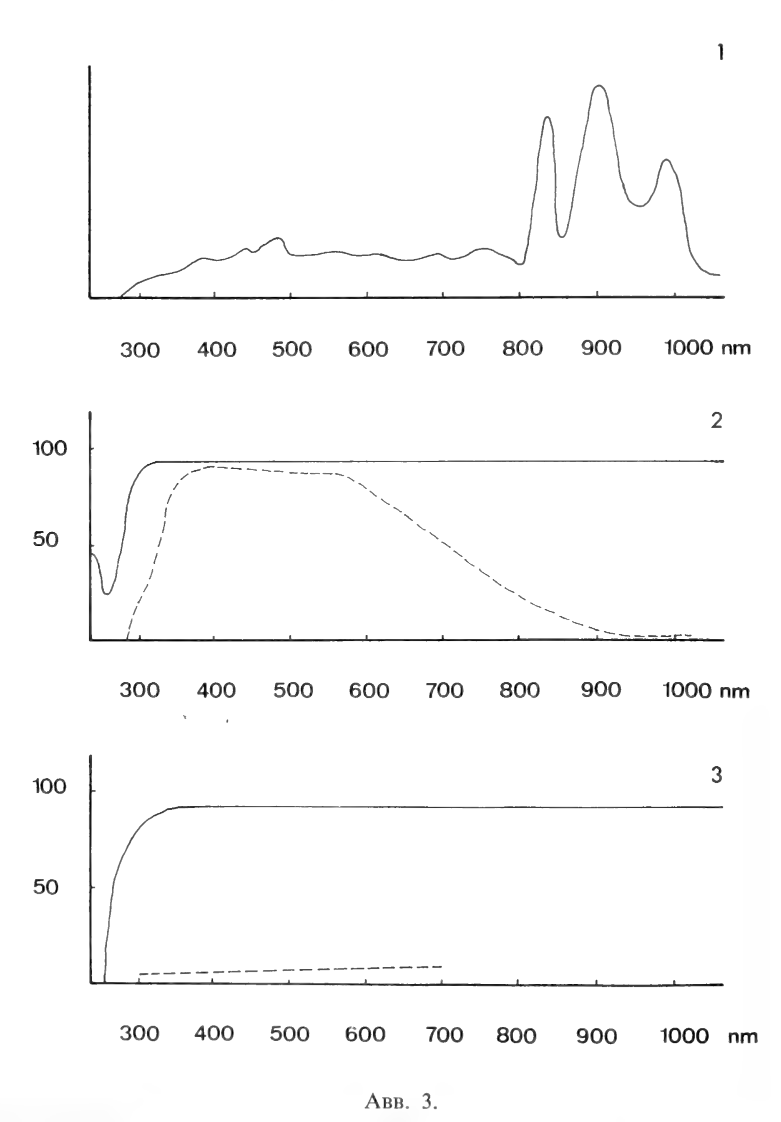


ABB. 3.

1. Emissionsspektrum der Xenon-Hochdrucklampe XBO 450; Ordinate: relative spektrale Strahlungsdichte. 2. Transmissionsspektrum der Wärmefilter KG I (ausgezogene Kurve); Ordinate: Transmission in %. Transmissionsspektrum von Quarzglas Herasil I (unterbrochene Kurve); Ordinate: Transmission in %. 3. Transmissionsspektrum von UV-durchlässigem Plexiglas 218 (ausgezogene Kurve); Ordinate: Transmission in %. Transmission der Mattscheiben (unterbrochene Kurve); Ordinate: Transmission in %.

Entscheidungspunkt zu wählen haben, müssen die Kreismittelpunkte auf einer konstanten Höhe gehalten werden. Diese Forderung bedingt schräg zu den Kreismustern abfallende Böden des Y-Rohres. Die Ebene der Kreismittelpunkte

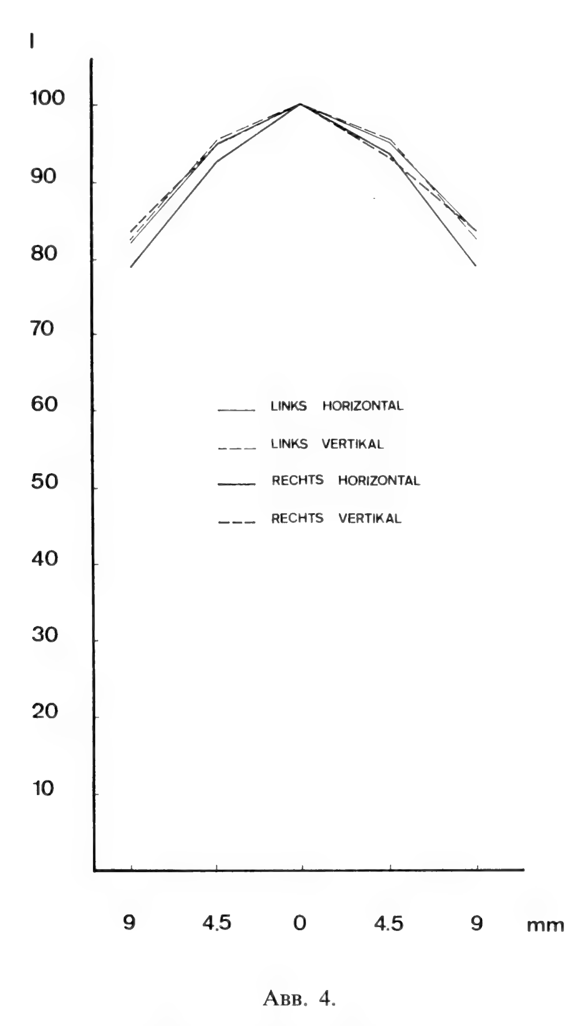


ABB. 4.

Horizontale und vertikale Intensitätsverteilung im Entscheidungspunkt. Abszissennullpunkt: Achse des Entscheidungspunktes; Ordinate: relative Intensität.

liegt 5 mm über dem Boden des Entscheidungspunktes, d.h. auf der Höhe der Bienenaugen. Da sich die Bienen in der Apparatur frei bewegen können, muss die Intensitätsverteilung sowohl nach der spektralen Zusammensetzung wie nach der räumlichen Verteilung bekannt sein (vgl. Abb. 4 und 5 sowie LABHART und

WEHNER, 1972). Zur Variation der Kreisgrössen dienten Irisblenden. Bei der Eichung der Blendeneinstellung wurde von festen Neutralfilter-Kombinationen ausgegangen, denen mittels Intensitätsmessung im Entscheidungspunkt Blendenradien so zugeordnet werden konnten, dass die Beleuchtungsstärke im Entscheidungspunkt konstant blieb. Die Bienen wurden beim Einlauf in die Apparatur mit Zuckerwasser gefüttert, auf dem Rückweg abgefangen und nach der aus

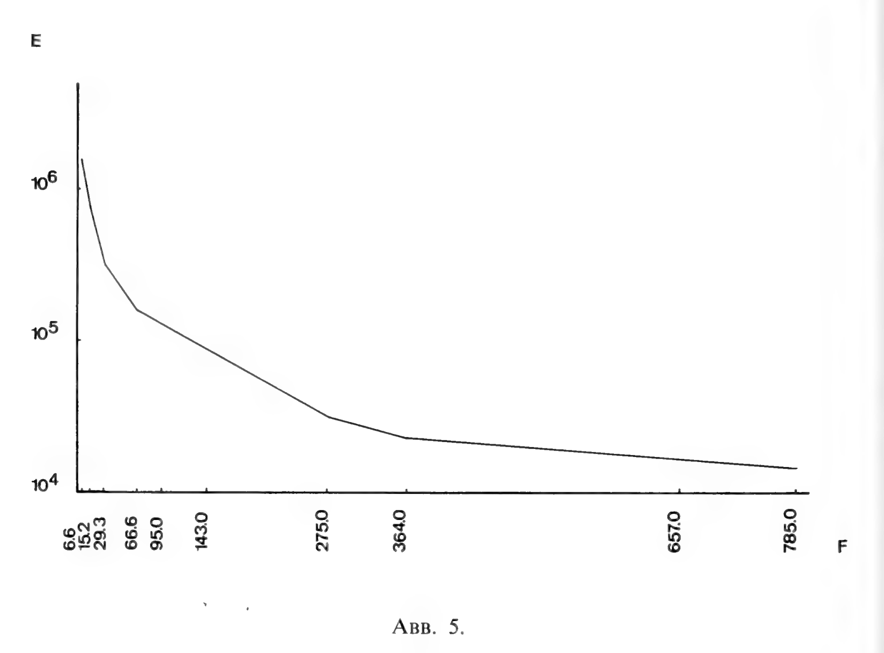


ABB. 5.

Leuchtdichten und Kreisflächen. Ordinate: Energie [E] in erg·cm $^{-2}$· min $^{-1}$; Abszisse: Kreisfläche [F] in mm².

Abbildung 2 ersichtlichen Anordnung (Auflassvorrichtung) in die Testapparatur gehievt.

Jedes einzelne Versuchtier absolvierte unmittelbar hintereinander 10 Tests. Dazu wurde nach erfolgter Entscheidung das Y-Rohr so gedreht, dass die Biene wieder in die Testausgangssituation zurückversetzt wurde. Damit koordiniert, erfolgte die Vertauschung der gebotenen Kreismuster und Neutralfilterkombinationen nach dem Schema L, R, L, L, R, L, R, R, L, R, um eventuelle minimale seitenkonstante Intensitätsdifferenzen auszugleichen.

Nach den in Abbildungen 6 und 7 zusammengefassten Resultaten liegen alle Wahlhäufigkeiten der Serien bei den konstanten Kreismustern K_cI-K_cV bis zu einem Radius von 9,2° des variierenden Vergleichkreises innerhalb der confidence

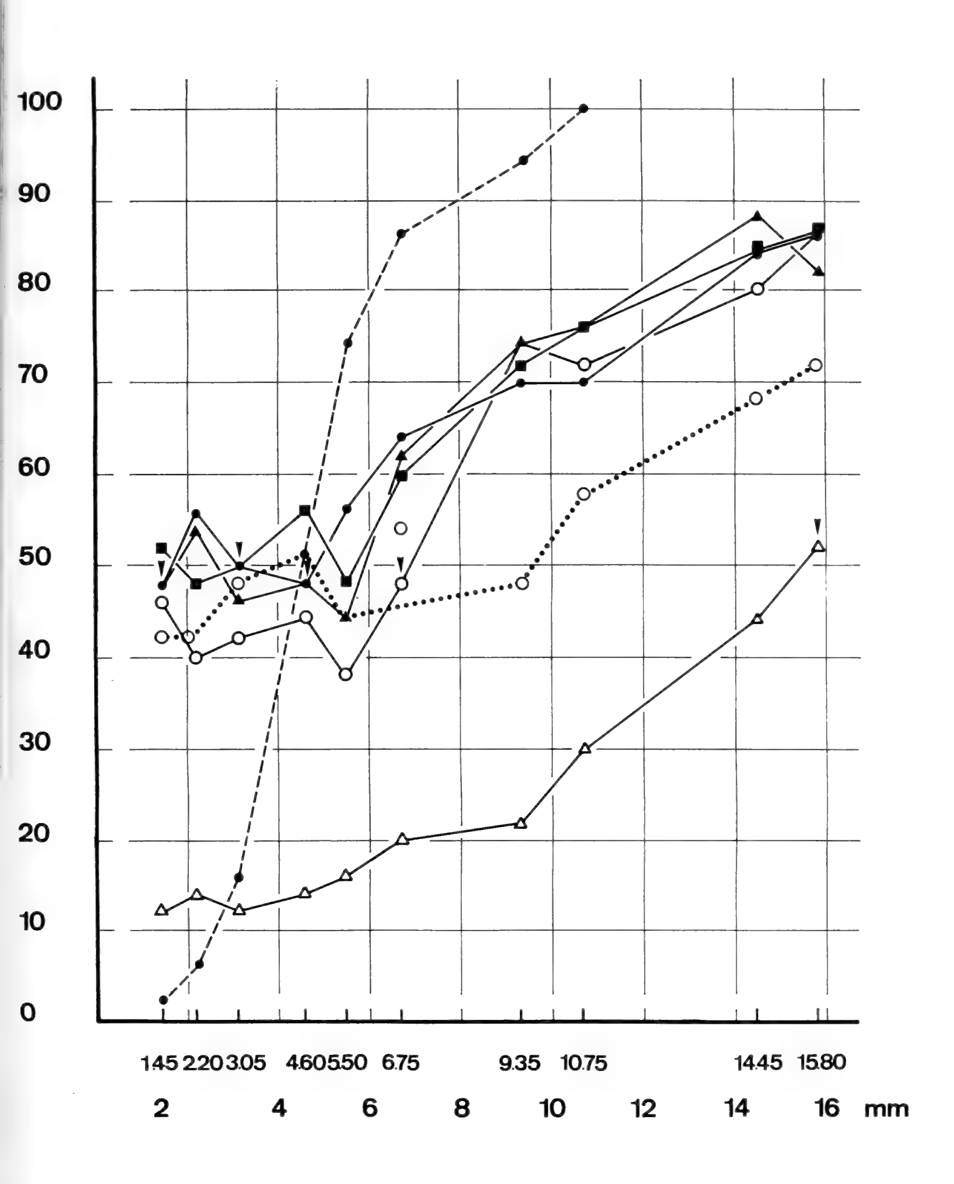


ABB. 6.

Wahltendenzen der Bienen gegenüber variierenden Kreisgrössen und Leuchtdichten bei verschiedenen konstanten Kreisgrössen und Leuchtdichten. Abszisse: Radius der Kreisflächen in mm; Ordinate: Wahltendenzen auf die variierenden Kreisgrössen und Leuchtdichten. Ausgezogene und punktierte Kurven: Beleuchtungsstärke konstant (ausgezogene Kurve: $1{,}35 \cdot 10^5$ erg·cm^{-2}· min^{-1}; punktierte Kurve: $1{,}20 \cdot 10^3$ erg·cm^{-2}·min^{-1}; von letzterer ist nur ein Beispiel angegeben), unterbrochene Kurve: Leuchtdichte konstant. Die Pfeile markieren die Äquivalenzpunkte der jeweiligen Serien.

limits des Äquivalenzpunktes (p = 0,95, n = 50). Steigt der Radius des Vergleichkreises auf 12,8°, so bevorzugen die Tiere signifikant den grösseren Kreis

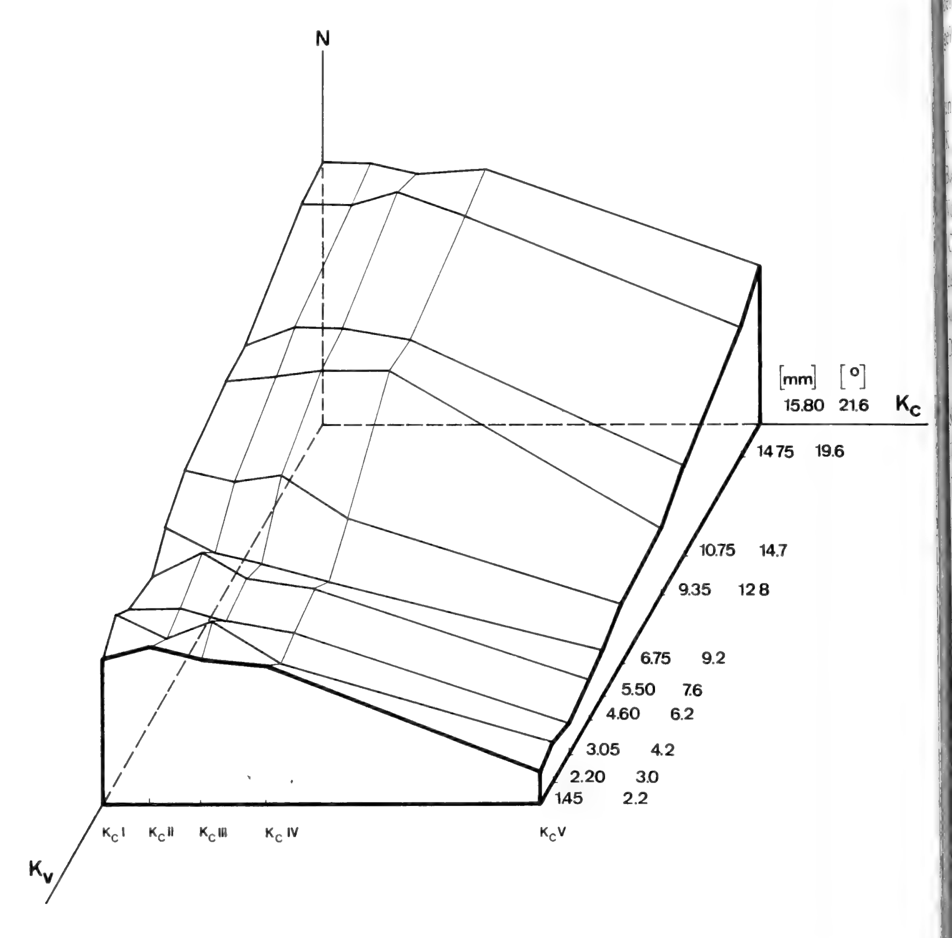


ABB. 7.

Dreidimensionale Darstellung der Wahltendenzen der Bienen gegenüber variierenden Kreisgrössen und Leuchtdichten bei verschiedenen konstanten Kreisgrössen und Leuchtdichten (Beleuchtungsstärke: $1{,}35 \cdot 10^5$ erg· cm^{-2}· min^{-1}). K_c Kreisradien der konstanten Kreisflächen. K_v Kreisradien der variierenden Kreisflächen. N Wahlhäufigkeiten der variierenden Kreisgrössen und Leuchtdichten.

Mit weiterem Ansteigen des Vergleichkreises steigt auch dessen Bevorzugung. Wird die Beleuchtungsstärke im Entscheidungspunkt um zwei Zehnerpotenzen verringert, so verschiebt sich die Bevorzugung in Richtung grösserer Kreise und tritt erst bei 19,6° ein (Abb. 6, punktierte Kurve). Die Bevorzugung der jeweils grösseren Kreisfläche kann nicht darauf beruhen, dass die Bienen beim schräg nach oben erfolgenden Anlauf zum Entscheidungspunkt den grösseren Kreis zuerst

sehen und ihre phototaktische Wahl daher schon vor dem Erreichen des apparativ vorgezeichneten Entscheidungspunktes treffen. Diese Möglichkeit konnte durch den Einbau einer in der horizontalen Verlängerung des Entscheidungspunktes gelegenen Ebene ausgeschlossen werden.

In einer Kontrollserie wird die Leuchtdichte konstant gehalten (Abb. 6, unterbrochene Kurve), indem bei der Filter- und Blendeneinstellung $K_c = K_v = 6{,}2°$ ein Kreisdurchmesser (K_v) von der kleinsten bis zur grössten Blendeneinstellung variiert. Die sigmoidal verlaufende Kurve lässt sich mit Vorbehalt mit Ergebnissen aus Arbeiten über das Helligkeitssehen vergleichen (CHMURZYNSKI, 1969, LABHART und WEHNER, 1972). Der Vorbehalt besteht darin, dass die Steigung im mittleren Bereich der Kurve als Ausdruck des Unterscheidungsvermögens nicht nur auf der Intensitätsdifferenz, sondern auch auf der Differenz der Kreisgrössen beruht.

Alle bisherigen Versuche, die das Wahlverhalten von Insekten gegenüber Kreisflächen von variierender Grösse testen (*Apis mellifera:* SCHNETTER, 1968; WEIZSAECKER, 1970; *Formica rufa:* VOSS, 1967; *Calliphora erythrocephala:* JANDER und SCHWEDER, 1971; *Velia caprai:* MEYER, 1971) wurden mit remittierenden Flächen und nicht mit emittierenden Mattscheiben durchgeführt. Da in allen Fällen ein sehr viel höheres Verhältnis von Leuchtintensität der Umgebung zu Leuchtdichte der Kreisscheibe vorlag (dieses Verhältnis beträgt bei den von uns durchgeführten Versuchen nahezu Null), handelt es sich bei den genannten Unterscheidungstests um ganz andere, auf keinen Fall phototaktische Wahlsituationen.

Die Bevorzugung grösserer Kreise bei konstanter Beleuchtungsstärke im Entscheidungspunkt stellt natürlich die Frage nach der Art der Lichtmessung im Bienenauge. Wird die Gesamtbeleuchtungsstärke oder die Beleuchtungsstärke pro Seheinheit phototaktisch bewertet? Unter der Voraussetzung, dass die einzelnen Rezeptoren durch die angebotene Lichtintensität noch nicht im Sättigungsbereich arbeiten, müssten im ersten Falle alle Wahltendenzen im Intervall der confidence limits für Alternativwahlen liegen, im zweiten Fall müssten die Spontanbevorzugungen mit grösser werdenden Kreisen abnehmen. Keine der beiden Möglichkeiten lässt sich mit den vorgefundenen Resultaten vereinbaren. Aus diesen und anderen Überlegungen muss man annehmen, dass weder die Gesamtbeleuchtungsstärke noch die Beleuchtungstärke pro Seheinheit eindeutig mit den Wahltendenzen korreliert ist, sondern dass die Flächengrösse als eigener Parameter in die phototaktische Bewertung von Kreisflächen mit eingeht.

Die an der Vertebratenretina auch neurophysiologisch überprüfte RICCOsche Beziehung gilt daher nur in einem beschränkten Bereich, d.h. bei der von uns verwendeten höchsten Intensität nur für Kreisradien $r \leq 9{,}2°$. Auch bei den Ganglienzellen der Katzenretina sind bei grösseren Kreisflächen geringere Lichtintensitäten erforderlich, um eine konstante Impulsfrequenz auszulösen (CREUTZ-

FELDT, 1970). Weitere Versuche müssen abklären, inwieweit die Ergebnisse unter der Annahme rezeptorischer Felder interpretiert werden können. Die Kreisgrösse, von der ab bei der höheren der beiden verwendeten Beleuchtungsstärken die grösseren Kreise spontan bevorzugt werden, bedeckt auf dem Bienenauge ein vertikal 8—9 Ommatidien und horizontal 4—5 Ommatidien umfassendes Areal (nach den Divergenzwinkelangaben von PORTILLO, 1936). Leider liegt elektrophysiologisch von zentralen Einheiten aus der Sehbahn der Biene erst eine Arbeit vor (KAISER und BISHOP, 1970). Die Sehfelder der hier beschriebenen richtungsspezifischen Neuronen erstrecken sich allerdings über das ganze Auge. Obwohl wir bei Dipteren schon etwas besser über Sehfelder medullärer und lobulärer Neurone unterrichtet sind (BISHOP, KEEHN und MCCANN, 1969; MCCANN und DILL, 1969; MIMURA, 1971; ARNETT, 1971), können auch diese ersten Hinweise noch nicht zur Interpretation unserer Befunde über die Bedeutung der Flächengrösse für die phototaktische Spontantendenz herangezogen werden.

ZUSAMMENFASSUNG

In einem Y-Rohr wurden phototaktische Spontanwahlen gegenüber leuchtenden, UV-haltiges Licht emittierenden kreisförmigen Mattscheiben getestet. Unter Beibehaltung einer konstanten Beleuchtungsstärke im Entscheidungspunkt wurde eine Kreisgrösse konstant gehalten, die andere variiert. Überschreiten die Kreise einen Sehwinkel von 9,2°, tritt eine signifikante Bevorzugung grösserer Kreise auf. Wird die Beleuchtungsstärke vermindert, verschiebt sich der Punkt beginnender Bevorzugung der jeweils grösseren Kreisfläche in Richtung grösserer Kreise. Damit besitzt die aus der Sehphysiologie der Wirbeltiere her bekannte Riccosche Beziehung nur für kleine Kreise Gültigkeit. Vielmehr geht die Kreisgrösse als eigener Parameter in die phototaktische Bewertung von Kreisgrössen ein.

SUMMARY

Spontaneous phototactic decisions towards bright, u.v. emitting, circular ground glass screens were tested. The diameter of one circular area was kept constant, the other was varied, whereas light intensity at the decision point was constant. When the circular areas exceed 9,2°, the larger circular area was significantly preferred. Was the light intensity decreased by two powers of ten, the preference shifted towards larger circular areas. Therefore Ricco's law is only valid for a limited range of circular areas ($r \leqslant 9{,}2°$). So it may be shown that area itself must be regarded as an independent parameter for the phototactical assessement of circular areas.

Résumé

Des choix phototactiques entre des disques lumineux émettant de ultraviolet ont été testés à l'aide d'un tube en Y. En conservant une densité ımineuse constante au point de décision, le diamètre d'un cercle était constant endant que l'autre variait. Si le radius des cercles surpasse 9,2° il se produit une référence du plus grand cercle. Si on diminue l'illumination, la préférence se éplace vers des cercles plus grands. C'est à dire que la relation de Ricco connue hez les vertébrés n'est juste que pour des cercles de petits diamètres. Ainsi la randeur des cercles se manifeste comme paramètre indépendant dans l'évaluation hototactique des cercles.

LITERATUR

ARNETT, D. A. 1971. *Receptive field organization in the first optic ganglion of diptera.* Science 173: 929-931.

BISHOP, L. G., G. KEEHN and G. MCCANN. 1968. *Motion detection by interneurones of optic lobes and brain of the flies Calliphora phaenica and Musca domestica.* J. Neurophysiol. 31: 509-525.

CHMURZYNSKI, J. A. 1969. *Orientation of blowflies (Calliphoridae) towards white light of various intensities.* Bull. Acad. pol. Sci., Sér. Sci. Biol. 17: 321-324.

CREUTZFELDT, O. D. 1970. *Some principles of synaptic organization in the visual system.* In: The Neurosciences. Second study program. Ed. by F. O. SCHMITT; pp. 630-647, New York; Rockefeller Univ. Press.

ANDER, R. und M. SCHWEDER. 1970. *Über das Formenunterscheidungsvermögen der Schmeissfliege Calliphora erythrocephala.* Z. vergl. Physiol. 72: 186-196.

KAISER, W. and L. G. BISHOP. 1970. *Directionally selective motion detecting units in the optic lobe of the honey bee.* Z. vergl. Physiol. 67: 403-417.

LABHART, T. und R. WEHNER. 1972. *Die Unterschiedsempfindlichkeit für Lichtintensitäten bei Apis mellifera.* Rev. Suisse Zool., im Druck.

MCCANN, G. and J. C. DILL. 1969. *Fundamental properties of intensity, form and motion perception in the visual nervous system of Calliphora phaenica and Musca domestica.* J. gen. Physiol. 53: 385-413.

MEYER, H. W. 1971 *a. Visuelle Schlüsselreize für das Auslösen der Beutefanghandlungen beim Bachläufer Velia caprai (Hemiptera, Heteroptera). 1. Untersuchungen der räumlichen und zeitlichen Reizparameter mit formverschiedenen Attrappen.* Z. vergl. Physiol. 72: 260-297.

— 1971 *b. 2. Untersuchungen der Wirkung zeitlicher Reizmuster mit Flimmerlicht.* Z. vergl. Physiol. 72: 298-324.

MIMURA, K. 1971. *Movement discrimination by the visual system of flies.* Z. vergl. Physiol. 73: 105-138.

PORTILLO, J. DEL. 1936. *Beziehungen zwischen den Öffnungswinkeln, Krümmung und Gestalt der Insektenaugen und ihren funktionellen Aufgaben.* Z. vergl. Physiol. 23: 100-145.

SCHNETTER, B. 1968. *Visuelle Formenunterscheidung der Honigbiene im Bereich von Vier und Sechsstrahlsternen.* Z. vergl. Physiol. 59: 90-109.

VOSS, C. 1967. *Über das Formensehen der roten Waldameise (Formica rufa-Gruppe)* Z. vergl. Physiol. 55: 225-254.

WEIZSAECKER, E. v. 1970. *Dressurversuche zum Formensehen der Bienen, insbesondere unter wechselnden Helligkeitsbedingungen.* Z. vergl. Physiol. 69: 296-310

No 36. **Michelle Gassmann.** — Etude des Trématodes et Acanthocéphales d'Amphibiens du Jura. (Note préliminaire.)

(Avec 12 figures dans le texte et 2 tableaux)

Institut de Zoologie. Université de Neuchâtel

Travail dédié au professeur Jean G. Baer à l'occasion de son soixante-dixième anniversaire.

La faune helminthologique des Amphibiens de Suisse a été peu étudiée et nous n'avons trouvé mention que des travaux d'ANDRÉ (1912, 1913, 1920), FUHRMANN (1924) et de BAER (1932). Seul ANDRÉ dresse un inventaire assez complet des parasites et publie des données épidémiologiques. De 1968 à 1971 nous avons récolté des Batraciens dans 7 localités du Jura où *Rana temporaria* L., *Rana esculenta* L., et *Bufo bufo* L. cohabitent afin d'établir l'inventaire de leurs parasites. Toutes les espèces étudiées ont déjà été signalées en Europe mais certaines sont nouvelles pour la Suisse. Le présent travail n'a pas la prétention d'être exhaustif car le nombre d'Amphibiens disséqués n'est pas très élevé. Il constitue une note préliminaire à une étude écologique des Helminthes d'Amphibiens du Jura.

Notre matériel provient d'une station de basse altitude et de 6 stations de montagne.

Il y a au moins un étang permanent dans chaque station; les Amphibiens ont été récoltés d'avril à octobre, soit dans l'eau, soit à proximité immédiate des étangs.

I *Station de basse altitude*	*Alt.*	*Groupement végétal*
Bonfol	440 m	*Querco-Carpinetum*

I *Stations de montagne*

(Franches-Montagnes)

Plain-de-Saigne (Montfaucon)	860 m	*Abieti-Fagetum : Magno-Caricion* + ilôts de *Sphagno-Picetum* et *Sphagno-Mugetum*
Les Royes (Saignelégier)	960 m	*Abieti-Fagetum : Magno-Caricion* + ilôts de *Sphagno-Picetum*
Dos-le-Cras (Lajoux)	932 m	*Magno-Caricion*
La Chaux-des-Breuleux	975 m	Tourbière (stade de dégradation du *Sphagno-Mugetum* avec groupements du *Magno-Caricion*
Bollement (St-Brais)	758 m	*Abieti-Fagetum*
Les Pommerats	900 m	*Abieti-Fagetum*

Inventaire faunistique

Sur 167 *Rana temporaria* et 61 *Rana esculenta* nous avons identifié 6 espèces de Trématodes et 1 espèce de Monogène. Pour la recherche des Acanthocéphales nous avons examiné 117 *R. temporaria*, 36 *R. esculenta* et 41 *Bufo bufo.*

La liste des parasites trouvés est la suivante:

Trematoda

Plagiorchiidae Ward, 1917

Opisthioglyphe rastellus (Olsson, 1876)
Opisthioglyphe ranae (Frölich, 1791)
Haplometra cylindracea (Zeder, 1800) Looss, 1899

Haematoloechidae Odening, 1964

Haematoloechus variegatus Rudolphi, 1819

Gorgoderidae Looss, 1901

Gorgodera microovata Fuhrmann, 1924
syn. *Gorgodera asymetrica* Fuhrmann, 1924

Paramphistomatidae Fischoeder, 1901

Opisthodiscus nigrivasis (Méhely, 1919) Odening, 1958

Monogenea

Polystoma integerrimum (Frölich, 1791)

Acanthocephala

Acanthocephalus ranae (Schrank, 1788)
Acanthocephalus falcatus (Frölich, 1789)

Aucun Cestode n'a été trouvé et les Nématodes n'ont pas encore été déterminés.

Trematoda

Opisthioglyphe rastellus (Olsson, 1876) Figure 2

Hôte: *Rana temporaria* L., intestin
Localité: Bollement
Longueur: de 2,5-3,1 mm.
Largeur: de 0,571-0,764 mm.
Ventouse orale: diamètre de 193,6-280,7 μm
Ventouse ventrale: diamètre de 183,9-208,5 μm
Pharynx: 141,3/134,7 μm
Ovaire: 145,2/242,0 μm
Œufs: de 42,6-45,0 μm/18,9-26,0 μm
Testicules: de 203,2-314,6 μm/193,0-300,0 μm

Nos exemplaires possèdent les caractères typiques de *Opisthioglyphe rastellus* (Olsson. 1876), tels que Dollfus (1960) les précise: poche du cirre dépassant la ventouse ventrale, utérus formant de nombreuses boucles entre l'ovaire et le testicule antérieur, vitellogènes occupant toute la largeur du corps entre les testicules et l'extrémité postérieure du corps. En plus nous observons que dans notre matériel l'œsophage est musculeux, caractère non souligné par les auteurs.

Opisthioglyphe ranae (Frölich, 1791), Figure 3

Hôte: *Rana esculenta* L., intestin
Localité: Bollement et Dos-le-Cras
Longueur: de 1,19-1,42 mm
Largeur: de 0,543-0,651 mm
Ventouse orale: diamètre de 117,5-132,3 μm

Ventouse ventrale: diamètre de 122,5-137,2 µm
Ovaire: de 107,3-112,0 µm/122,5-142,1 µm
Œufs: de 48,4-53,2 µm/24,2-26,6 µm
Testicules: de 98,0-147,0 µm/225,4-279,3 µm

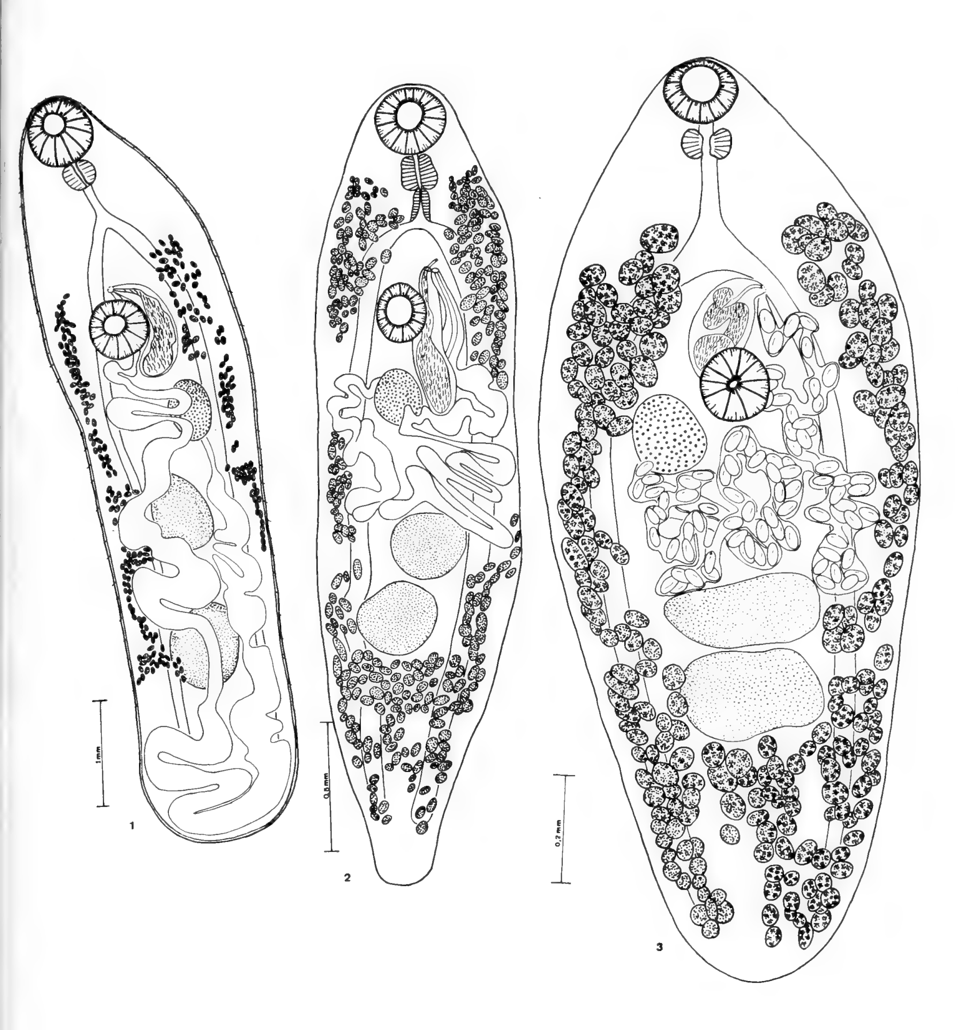


FIG. 1.
Haplometra cylindracea (Zeder, 1800) Looss, 1899

FIG. 2.
Opisthioglyphe rastellus (Olsson, 1876)

FIG. 3.
Opisthioglyphe ranae (Frölich, 1791)

Différents auteurs discutent de la validité de *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) et de *O. endoloba* (Dujardin, 1845). Parmi eux DOLLFUS (1958) les considère comme 2 espèces différentes. GRABDA-KAZUBSKA (1967) reprend ce problème en détail et conclut que la forme du corps, la forme et la disposition des testicules, la distribution des vitellogènes sont extrêmement variables. Par conséquent, elle considère que *O. endoloba* ainsi que *O. natricis* Dollfus, 1957 ne sont que des formes morphologiques de *O. ranae*. Ce point de vue, auquel nous avons rallions, est aussi partagé par COMBES et GERBEAUX (1970).

Haplometra cylindracea (Zeder, 1800), Figure 1

Hôte: *Rana temporaria* L., poumons
Localités: Bonfol, Plain-de-Saigne, Les Pommerats, Bollement, Les Royes, La Chaux-des-Breuleux, Dos-le-Cras
Longueur: de 5,44-9 mm
Largeur: de 1,12-1,15 mm
Ventouse orale: diamètre de 408-840 µm
Ventouse ventrale: diamètre de 338-580 µm
Pharynx: diamètre de 192-290 µm
Œsophage: diamètre de 145-338 µm
Ovaire: de 376-556 µm/365-484 µm
Œufs: de 37,9-40,2 µm/16,9-23,2 µm
Testicules: de 513-629 µm/726-750 µm

Nos exemplaires possèdent tous les caractères de *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800).

Haematoloechus variegatus Rudolphi, 1919 Figure 6

Hôte: *Rana esculenta* L., poumons
Localité: Bonfol
Longueur: de 6-8 mm
Largeur: de 0,882-1,715 mm
Ventouse orale: diamètre de 333,9-411,4 µm
Ventouse ventrale: diamètre de 201,4-290,4 µm
Ovaire: 314-643 µm
Œufs: de 18,8-28,4 µm/14,1-14,2 µm
Testicules: de 215,6-392 µm/392-833 µm

Notre matériel s'identifie à *Haematoloechus variegatus* (Rudolphi, 1819); il est caractérisé notamment par un utérus avec branches ascendantes et descendantes formant un renflement dans la moitié postérieure du corps.

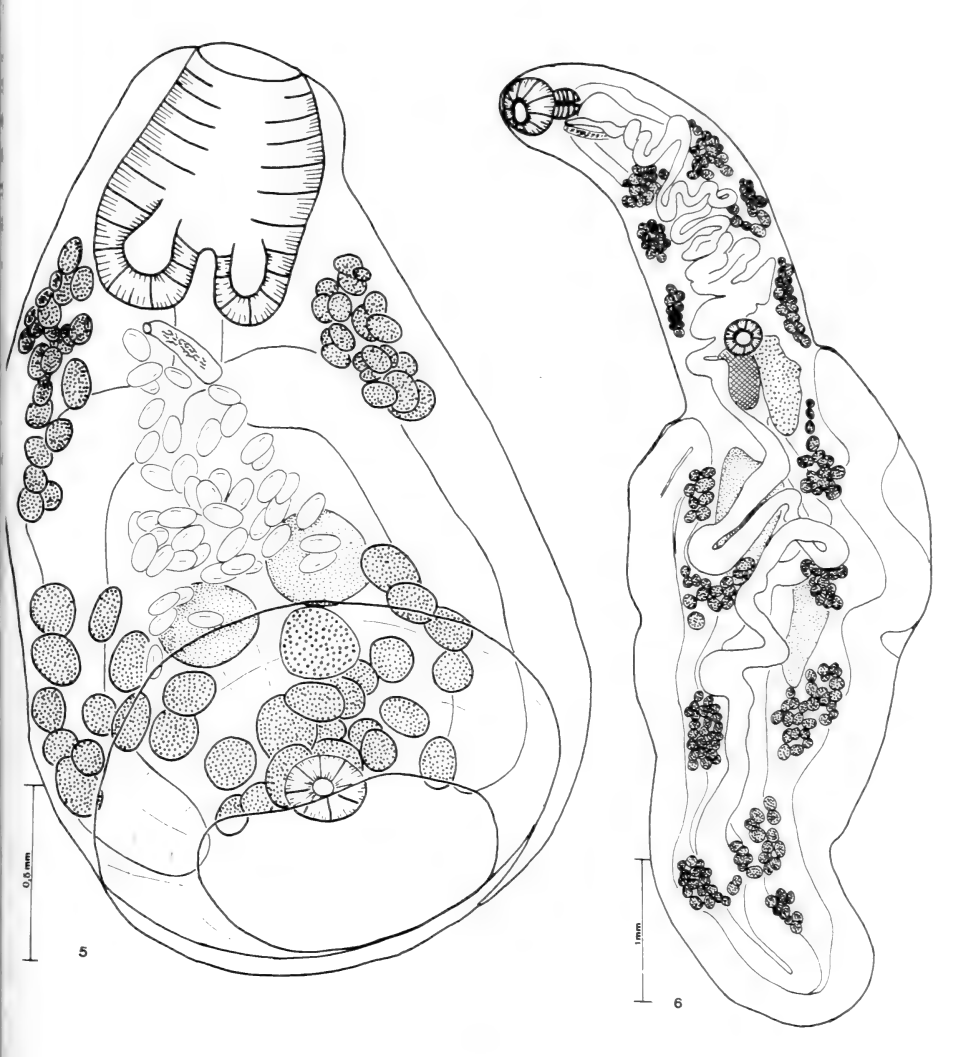


FIG. 5.
Opisthodiscus nigrivasis (Méhely, 1919) Odening, 1958

FIG. 6.
Haematoloechus variegatus Rudolphi, 1919

Gorgodera microovata Fuhrmann, 1924 Figure 4

syn. *G. asymetrica* Fuhrmann, 1924

Hôte: *Rana temporaria* L., *Rana esculenta* L., vessie urinaire
Localités: Bonfol, Plain-de-Saigne, La Chaux-des-Breuleux

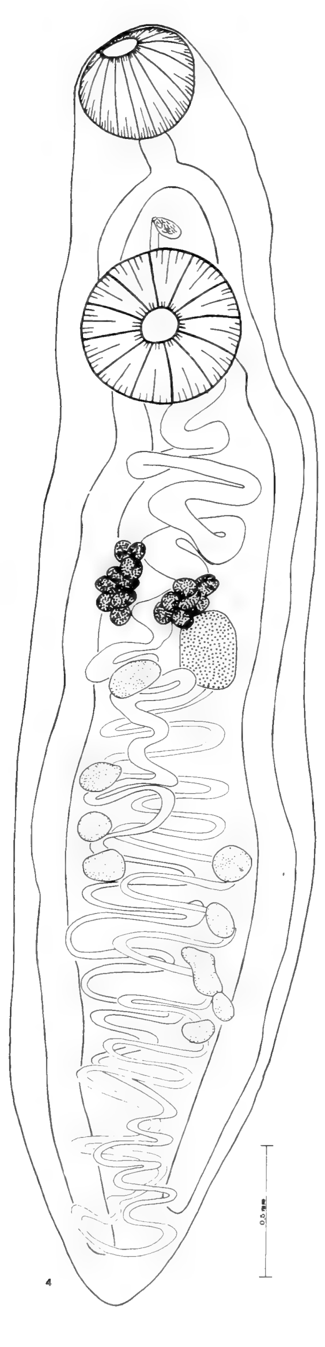


Fig. 4.
Gorgodera microovata Fuhrmann, 1924

Longueur: de 4,83-5,7 mm
Largeur: de 0,8-1,15 mm
Ventouse orale: diamètre de 329-494 μm
Ventouse ventrale: diamètre de 558-780 μm
Ovaire: de 205,8-350 μm/195-300 μm
Œufs: de 30-35 μm/14,1-18,8 μm
Testicules: de 91,9-181,6 μm/60,5-181,6 μm

Les caractères spécifiques que nous observons sont: les testicules au nombre de 9, de grandeur variable et répartis en 2 groupes distincts, un groupe de 5 du côté de l'ovaire et un groupe de 4 du côté opposé; les glandes vitellogènes profondément lobées constituent 2 masses de follicules dont le nombre varie entre 7-10. Cependant, après examen de nombreux exemplaires, nous constatons une variabilité, d'une part dans le nombre et la disposition des testicules, d'autre part dans le nombre et le groupement des lobes des vitellogènes. Disposant de peu de matériel et se fondant sur ces 2 caractères, Fuhrmann (1924) créa les 2 espèces *G. microovata* et *G. asymetrica*, point de vue adopté par Odening (1955). Dollfus (1951) observe une variabilité du nombre des testicules chez des Vers parasitant un même hôte, *Rana ridibunda* Pallas; la réduction du nombre de testicules (jusqu'à 2) serait un caractère sénescent. Dollfus (1951) met donc en synonymie *G. microovata* Fuhrmann, 1924 et *G. asymetrica* Fuhrmann, 1924. Nous admettons également ce point de vue.

Nos exemplaires présentent également une grande ressemblance avec *G. euzeti* (Lees et Combes, 1968) et nous ne sommes pas persuadée de la validité de cette espèce. Comme l'ont souligné Combes et Sarrouy (1971), les espèces du genre *Gorgodera* sont très voisines et une révision des espèces européennes de ce genre s'impose sur la base des cycles et de la chétotaxie.

Opisthodiscus nigrivasis (Méhely, 1919) Figure 5

Hôte: *Rana esculenta* L., rectum
Localité: Bonfol
Longueur: de 2,8-3,3 mm
Largeur: de 0,69-1,37 mm
Ventouse orale: diamètre de 540-580 µm
Ventouse du disque postérieur: diamètre de 182,0-333,2 µm
Ovaire: de 109,4-303,8 µm/65,3-206,2 µm
Œufs: de 70,5-126,9 µm/42,3-56,4 µm
Testicules: de 193-269,5 µm/140,3-240,1 µm

Odening (1958) élève au rang d'espèce la sous-espèce *Opisthodiscus diplodiscoïdes nigrivasis* Méhely, 1929. Nous sommes d'accord avec ce point de vue puisque nous observons constamment les testicules localisés en avant de l'ovaire, les vitellogènes se rejoignant postérieurement, et les caeca intestinaux de même longueur.

Monogenea

Polystoma integerrimum (Frölich, 1791)

Hôte: *Rana temporaria* L., vessie
Localités: Bonfol, Plain-de-Saigne, La Chaux-des-Breuleux, Bollement, Les Pommerats.

Nos exemplaires sont typiques de l'espèce *Polystoma integerrimum* (Frölich, 1791)

Acanthocephala

Acanthocephalus ranae (Schrank, 1788) Lühe, 1911 Figures 7*a*, 8*b*

Hôtes: *Rana temporaria* L., *Rana esculenta* L., *Bufo bufo* L., intestin
Localité: Bonfol

Corps allongé, cylindrique, à extrémité postérieure arrondie. Cuticule lisse. ♀ mesurant 8-19,5 mm de long sur 1-2 mm de large.) Les ♂ sont généralement plus petits.

Proboscis en massue, arrondi à son sommet, proportionnellement plus grand chez les ♀ et mesurant (de la racine des crochets basaux à l'apex) 560-790 µm × 440-610 µm chez les ♀ et 480-650 µm × 370-450 µm chez les ♂. Crochets disposés en quinconce selon des rangées longitudinales de 6-7 crochets chacune. Le nombre de rangées longitudinales est assez constant: on compte 18-20 rangées,

rarement 16-22. Les plus grands crochets sont ceux des couronnes III-VI. Racine plus courte que la lame. Dimensions des crochets chez les ♀: 94,8-135,7 μm et chez les ♂ 87,12-121,97 μm. Réceptacle du proboscis mesurant 1-1,8 mm. Les lemnisques sont aplatis et mesurent 530-970 μm.

L'appareil génital ♂ occupe la moitié postérieure du corps. Il comprend:

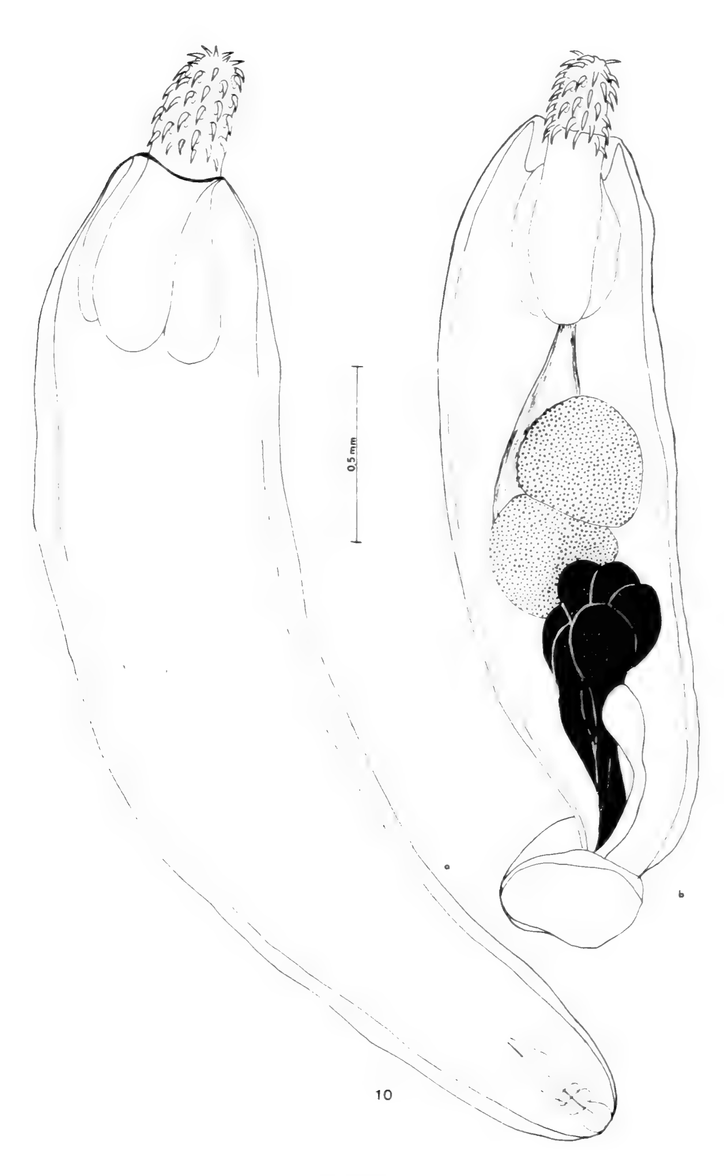


FIG. 10.
A. falcatus. a. ♀; b. ♂.

2 testicules oblongs, placés l'un derrière l'autre, séparés, sensiblement égaux 709 × 450 µm et 823 × 420 µm); 6 glandes cémentaires disposées en grappe allongée, en contact avec le testicule postérieur.

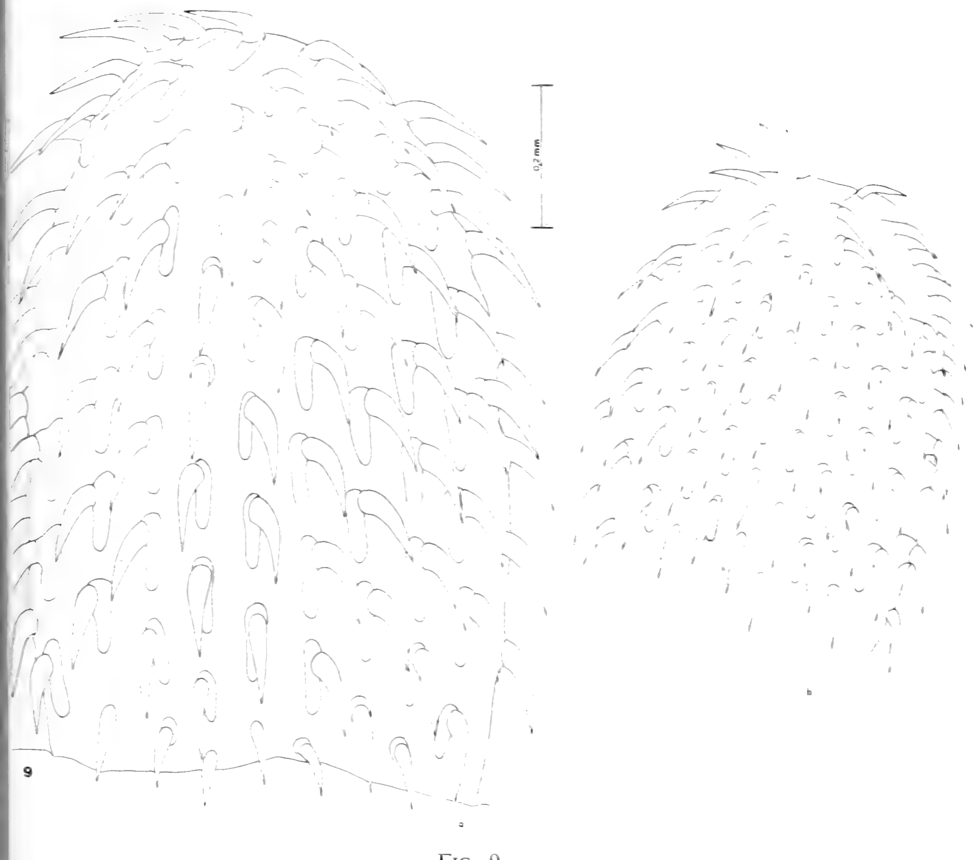


FIG. 9.
Proboscis. a. *A. ranae* ♀; b. *A. ranae* ♂.

L'appareil génital ♀ mesure 1,18-1,20 mm: il est formé d'une cloche utérine (442 µm) d'un tube utérin (489 µm) et d'un entonnoir vaginal accompagné de 2 sphincters globuleux. Embryophores de 112/17 µm.

Acanthocephalus falcatus (Frölich, 1789) Lühe, 1911 Figures 10, 7*b*, 8*a*

Hôtes: *Rana temporaria* L., *Rana esculenta* L., *Bufo bufo* L., intestin
Localités: Bonfol, Plain-de-Saigne, Bollement, Les Pommerats

Corps cylindrique, légèrement fusiforme chez les ♂. Cuticule lisse. Taille comprise entre 2,34 mm et 4,56 mm de long 0,5-0,75 mm de large pour les ♀, et 1,92-3,03 mm de long/0,5-0,7 mm de large pour les ♂. Proboscis mesurant

251-343 µm/177-200 µm chez les ♀ et 221-319 µm/135-174 µm chez les ♂. Il est armé de 12-16 rangées longitudinales de crochets, le nombre le plus fréquent étant 14. Par rangée longitudinale nous comptons 5-6 crochets. Les plus grands crochets sont ceux des couronnes III-V. Ils mesurent 57,03-82,76 µm chez les ♀ et 47,9-66,79 µm chez les ♂. Racines nettement plus courtes que les lames. Ré-

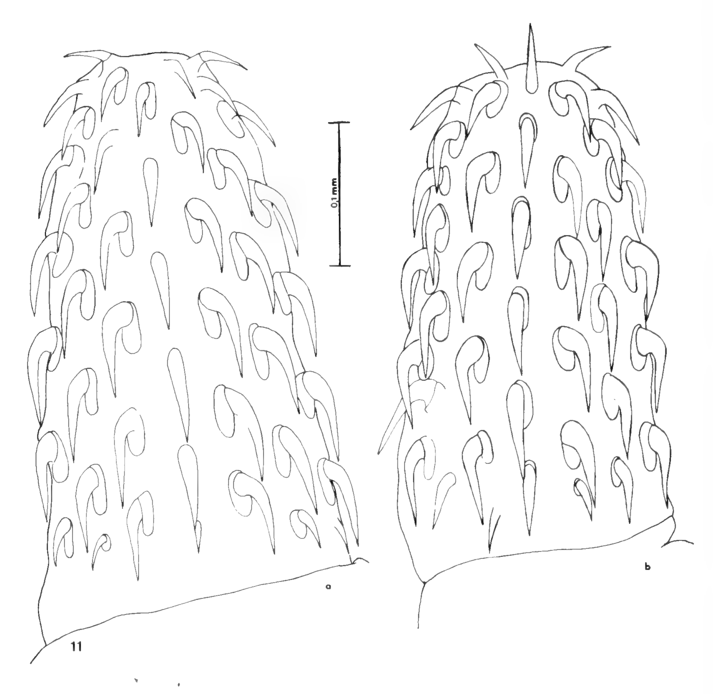


Fig. 11.
Proboscis. a. *A. falcatus* ♀; b. *A. falcatus* ♂.

ceptacle du proboscis mesurant 419-531 µm chez les ♀ et 295-496 µm chez les ♂. Les lemnisques atteignent souvent le fond du réceptacle.

L'appareil génital ♂ se trouve dans les 2/3 postérieurs du corps. Les 2 testicules ovoïdes-globuleux, en contact, ont 342 × 372 µm et 344 × 390 µm. Les 6 glandes cémentaires sont disposées en bouquet.

L'appareil génital ♀ présente un sphincter vaginal bien développé, le second est réduit. Nous n'avons pu observer des embryophores à maturité.

Discussion

Si l'on compare nos redescriptions de *A. ranae* et de *A. falcatus*, on peut s'étonner que ces 2 espèces aient été longtemps confondues. Cela nous paraît dû

au fait que les anciens auteurs n'utilisaient que les caractéristiques du proboscis et de ses crochets pour l'identification des espèces. D'autre part, ils admettaient une trop grande variation du nombre de rangées longitudinales de crochets dans

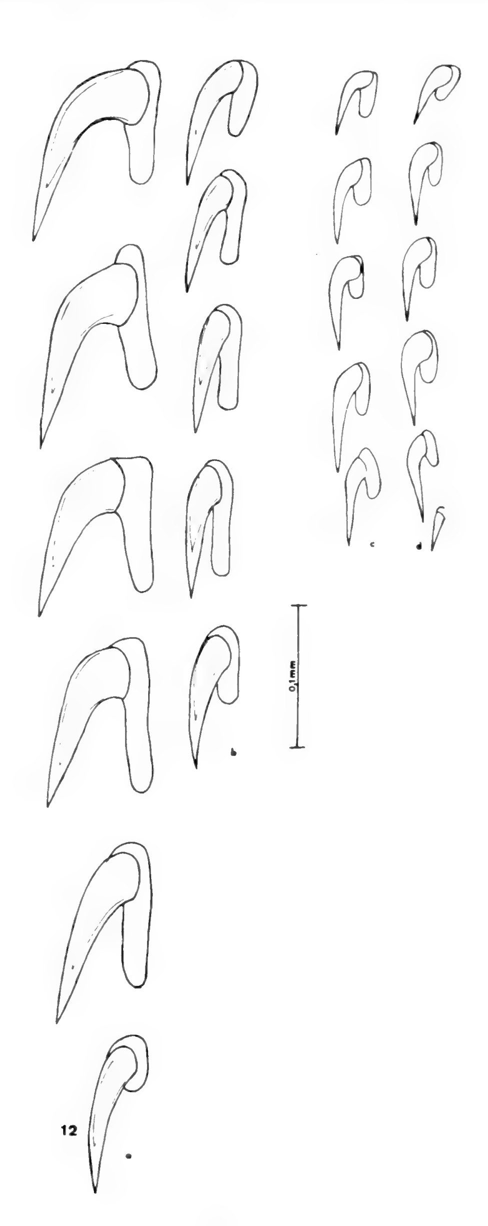


Fig. 12.

Files de crochets du proboscis. a. *A. ranae* ♀; b. *A. ranae* ♂; c. *A. falcatus* ♀; d. *A. falcatus* ♂.

une même espèce. C'est ainsi que, chez *A. ranae*, Kaiser (1891) compte 20 rangées longitudinales, Dujardin (1845) et Porta (1905) 12 seulement. Lühe (1912), après examen de 43 individus provenant de Grenouilles d'une même localité, indique 13-18 rangées. Tout laisse supposer que certains auteurs avaient déjà affaire à ces 2 espèces. C'est grâce à GRABDA-KAZUBSKA (1962), qui a fait une étude détaillée d'*A. falcatus* Frölich, 1789 que l'on peut maintenant différencier sans équivoque ces 2 espèces. Figures 9, 11, 12.

Les principaux caractères sont:

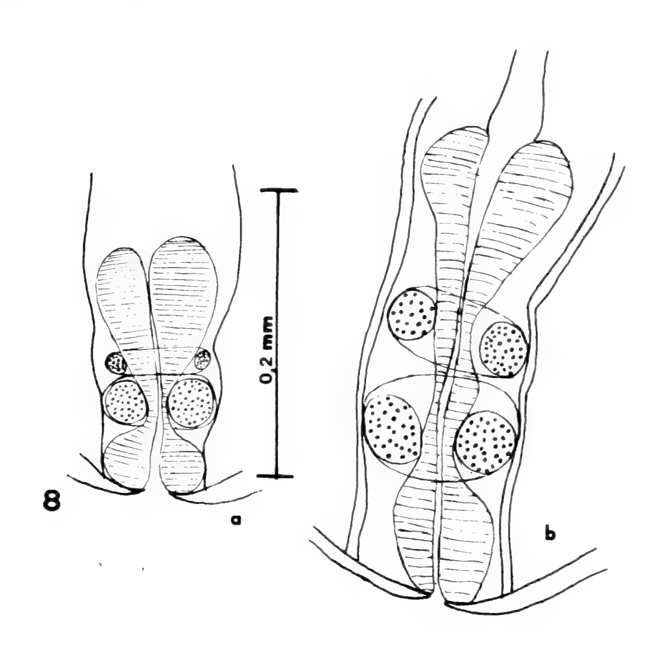


FIG. 8.

Appareil génital ♀. a. *A. falcatus*; b. *A. ranae*.

A. ranae	*A. falcatus*
Longueur du corps: 5-60 mm	2,2-8,20 mm
18-20 rangées longitudinales de crochets	12-16 rangées
crochets massifs	crochets plus fins
racines presque aussi longues que la lame	racines plus courtes que la lame
2 sphincters vaginaux bien développés	1 seul sphincter bien développé

Nous signalons de plus d'autres particularités de notre matériel, qui nous paraissent utiles pour la détermination;

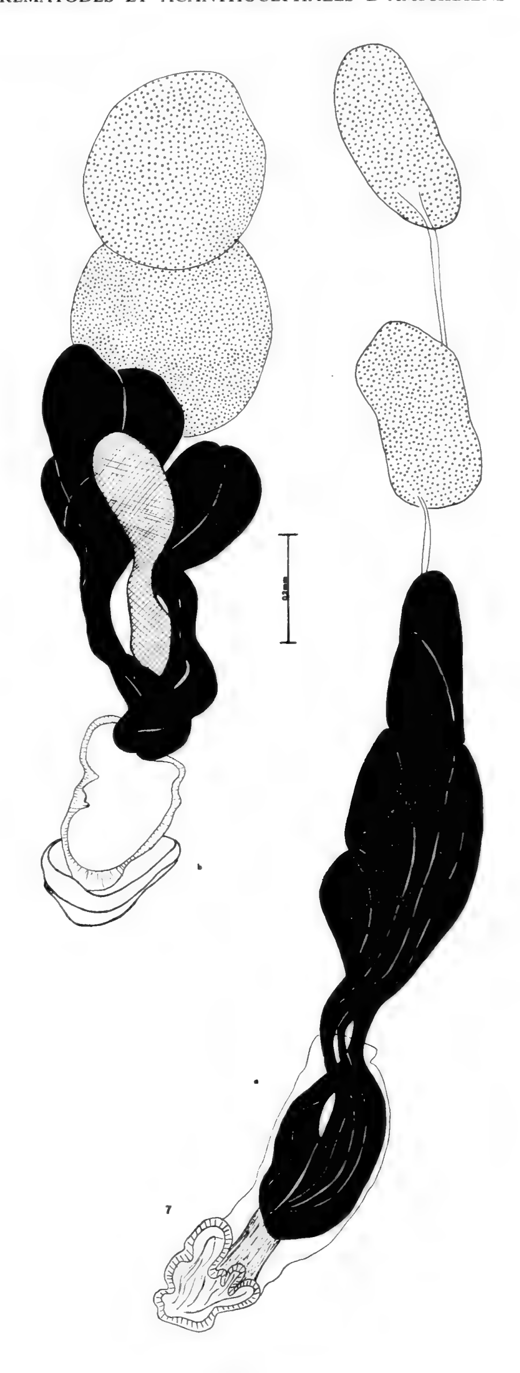


FIG. 7.

Appareil génital ♂. a. *A. ranae*, b. *A. falcatus*.

A. ranae	*A. falcatus*
testicules plus longs que larges	testicules globuleux
séparés	accolés
glandes cémentaires allongées et en grappe	glandes cémentaires en bouquet

Conclusion

En comparant les données épidémiologiques des parasites des 3 espèces d'Amphibiens de la station de basse altitude et des stations de montagne, on constate que chez *R. temporaria* l'infestation par les Trématodes est plus intense et l'éventail des espèces plus riche aux Franches-Montagnes qu'à Bonfol (Tab. 1). Par contre, dans cette dernière localité, *R. esculenta* est plus parasitée.

Dans les stations de montagne nous rencontrons 4 espèces de Trématodes *(O. rastellus, O. ranae, H. cylindracea, G. microovata)* chez *R. temporaria* et une seule espèce chez *R. esculenta (O. ranae)*. A Bonfol *H. cylindracea* se trouve seulement chez une *R. temporaria* et 3 espèces *(G. microovata, H. variegatus, O. nigrivasis)* parasitent *R. esculenta*. Sur 6 espèces de Trématodes 2 sont communes aux 2 groupes de station *(G. microovata, H. cylindracea)*, 2 n'existent qu'à Bonfol *(H. variegatus, O. nigrivasis)* et 2 qu'aux Franches-Montagnes *(O. rastellus, O. ranae)*. *O. rastellus*, *H. variegatus* et *O. nigrivasis* n'avaient jamais été signalés en Suisse. Par contre nous n'avons pas retrouvé les espèces indiquées par André (1913), *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760), *Pleurogenes medians* (Olsson, 1876) et *P. claviger* (Rudolphi, 1819). Ces 2 espèces ont été récoltées par le Professeur Baer en 1923 au Vieux Pont de la Thielle (non publié). Le seul représentant des Monogènes est *P. integerrimum*, parasite spécifique de *R. temporaria*. Cet Helminthe est présent dans les 2 types de localités avec des pourcentages voisins (15% et 19%).

Le cas des Acanthocéphales dans la station de Bonfol nous paraît particulièrement intéressant (Tab. 2). On y rencontre *A. ranae* et *A. falcatus* (celle-ci non-signalée jusqu'ici en Suisse) chez les 3 espèces d'Anoures. Souvent ces parasites se rencontrent simultanément dans le même hôte. Ainsi 36 (88%) *B. bufo* sur un total de 41 disséqués hébergent *A. ranae*, tandis que 20 (49%) sont parasités par *A. falcatus*. L'inverse se produit chez *R. temporaria*: 53 (71%) Grenouilles sur 75 sont parasitées par *A. falcatus* et 23 (31%) par *A. ranae*. Les fréquences d'infestation par les 2 espèces d'Acanthocéphales présentent un écart moindre chez *R. esculenta* · on rencontre *A. ranae* chez 10 Grenouilles sur 21 disséquées (48%) et *A. falcatus* a été trouvé chez 8 Grenouilles (38%). Aux Franches-Montagnes seul *A. falcatus* est présent chez *R. esculenta* et *R. temporaria*. Cette espèce est donc peu fréquente par rapport à la station de Bonfol (3 *R. esculenta* infestées sur 15 et 7 *R. temporaria* sur 42).

TABLEAU 1

Hôte	Parasite	Bonfol		Plain-de-Saigne		Les Royes		Dos-le-Cras		La Chaux-des-Breuleux		Bollement		Les Pommerats		Franches-Montagnes	
		Capt.	Par.	Capt.	Par.	Capt.	Par.	Capt.	Par.	Capt.	Par.	Capt.	Par.	Capt.	Par.	Capt.	Par.
R. temporaria		125		16		1		1		4		8		12		42	
	O. rastellus		—		—		—		—		—		1		3		4 (9,5 %)
	O. ranae		—		—		—		—		—		1		—		1 (2 %)
	H. cylindracea		1 (0,8 %)		10		1		—		1		1		3		17 (40 %)
	G. microovata		—		3		—		—		—		1		—		4 (9,5 %)
	P. integerrimum		19 (15 %)		5		—		—		1		5		2		8 (19 %)
R. esculenta		46		6		5		4		—		—		—		15	
	O. ranae		—		—		—		3								3 (20 %)
	G. microovata		4 (9 %)		—		—		—								—
	H. variegatus		12 (28 %)		—		—		—								—
	O. nigrivasis		7 (15 %)		—		—		—								

TABLEAU 2

	Bonfol								Franches-Montagnes	
	1968-69		1970		1971		1968-1971		1970	
	Capt.	Par.	Capt.	Par.	Capt.	Par.	Capt.	Par.	Capt.	Par.
Bufo bufo	15		20		6		41		—	
A. falcatus		4 (27%)		10 (50%)		6 (100%)		20 (49) %		—
A. ranae		14 (93%)		16 (80%)		5 (100%)		36 (88%)		—
Rana temporaria	4		44		27		75		42	
A. falcatus		4 (100%)		27 (61%)		22 (82%)		53 (71%)		7 (16%)
A. ranae		1 (25%)		16 (36%)		6 (22%)		23 (31%)		
Rana esculenta	9		2		10		21		15	
A. falcatus		4 (44%)		0		4 (40%)		8 (38%)		3 (20%)
A. ranae		7 (78%)		2		1 (10%)		10 (48%)		0

R. temporaria, *R. esculenta* et *B. bufo* ont déjà été signalés par MEYER (1932) comme hôtes définitifs d'*A. ranae*. Il n'en est pas de même pour *A. falcatus*: MEYER (1932) décrit cette espèce chez *Salamandra atra* L. et GRABDA-KAZUBSKA (1962) la considère comme montagnarde et parasite normal de *S. atra*, *Triturus alpestris* Laur, *T. montandoni* Boul. et *Bufo viridis* Laur. dans les Alpes ainsi que les Carpathes occidentales. Nous pensons cependant qu'il n'est pas exclu que cette espèce ait été décrite déjà chez des Amphibiens Anoures sous le nom d'*A. ranae*. De toute manière il nous paraît utile de signaler, d'après nos observations:

— *B. bufo*, *R. temporaria* et *R. esculenta* sont des hôtes définitifs d'*A. falcatus*
— *A. falcatus* et *A. ranae* peuvent infester simultanément le même hôte
— Une fréquence d'infestation par les Acanthocéphales exceptionnellement élevée (71% et 88%).

RÉSUMÉ

3 espèces d'Anoures (167 *R. temporaria*, 61 *R. esculenta* et 41 *B. bufo*) ont été examinées dans 7 stations du Jura en vue de la recherche des helminthes parasites. Ces hôtes hébergeaient 6 espèces de Trématodes, 1 espèce de Monogènes et 2 espèces d'Acanthocéphales. Parmi les parasites rencontrés, 3 espèces de Trématodes sont signalées pour la première fois en Suisse (*O. rastellus*, *H. variegatus* et *O. nigrivasis*) ainsi qu'une espèce d'Acanthocéphale (*A. falcatus*). Souvent *A. falcatus* et *A. ranae* se rencontrent simultanément dans le même hôte. *B. bufo*, *R. temporaria* et *R. esculenta* sont des hôtes définitifs nouveaux de *A. falcatus*.

ZUSAMMENFASSUNG

3 Anurenarten (167 Exemplare *R. temporaria*, 61 *R. esculenta* und 41 *B. bufo*) von 7 verschiedenen Orten des Jura wurden auf Helminthen untersucht. Diese Wirte beherbergen 6 Arten Trematoden, 1 Art Monogenea und 2 Arten Acanthocephala. 3 der gefundenen Trematodenarten (*O. rastellus*, *H. variegatus* und *O. nigrivasis*) sowie eine der Acanthocephalaarten (*A. falcatus*) wurden zum erstenmal in der Schweiz festgestellt. Oft finden sich *A. falcatus* und *A. ranae* gleichzeitig im gleichen Wirt. *B. bufo*, *R. temporaria* und *R. esculenta* sind neu gefundene Endwirte von *A. falcatus*.

SUMMARY

3 species of Anurans (167 *R. temporaria*, 61 *R. esculenta* and 41 *B. bufo*) were examined from 7 different areas of the Jura for helminth parasites. They har-

boured 3 species of trematodes, 1 monogenean and 2 species of acanthocephala. Among the parasites identified 3 species of trematodes are reported for the first time from Switzerland (*O. rastellus*, *H. variegatus* and *O. nigrivasis*) and one species of acanthocephalan (*A. falcatus*). It was often observed that *A. falcatus* and *A. ranae* occured simultaneously in the same host. *B. bufo*, *R. temporaria* and *R. esculenta* have not been reported so far as harbouring *A. falcatus*.

BIBLIOGRAPHIE

André, E. 1912. *Recherches parasitologiques sur les Amphibiens de la Suisse*. Rev. suisse Zool. (7) 20: 471-485.

— 1913. *Recherches parasitologiques sur les Amphibiens de la Suisse*. Rev. suisse Zool. (1) 20: 179-200.

— 1920. *Catalogue des Invertébrés de la Suisse. Acanthocéphales*. Mus. Hist. Nat. Genève 13: 1-29.

Baer, J. G. 1932. *Contribution à la faune helminthologique de la Suisse* (2e partie). Rev. suisse Zool. 39: 1-57.

Combes, C. et M.-Th. Gerbeaux. 1970. *Recherches éco-parasitologiques sur l'helminthofaune de Rana ridibunda Perezi (Amphibiens Anoures) dans l'est des Pyrénées*. Vie et Milieu (1C) 21: 121-158.

— et H. Sarrouy. 1971. *Helminthes de Rana ridibunda Perezi (Amphibia) dans la région de Soria*. Rev. Iber. Parasitol. (1-2) 31: 115-119.

Dollfus, R. Ph. 1951. *Quelques Trématodes Cestodes et Acanthocéphales*. Miscellana helminthologica Maroccana (3) 4: 111-122.

— 1958. *Opisthioglyphe endoloba (F. Dujardin, 1845) est une espèce distincte d'Opisthioglyphe ranae (Frölich, 1791) A. Looss, 1907*. Ann. par. hum. et comp. (3) 33: 218-226, fig. 1-6.

Fuhrmann, O. 1924. *Deux nouvelles espèces de Gorgodera*. Bull. soc. neuch. Sc. nat. 49: 131-137.

Golvan, Y. J. 1969. *Systématique des Acanthocéphales (Acanthocephala Rudolphi 1801) l'ordre des Palaeacanthocephala Meyer 1931*. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., nouvelle série, A. Zool. Paris 57: 250-281.

Grabda-Kazubska, B. 1963. *On the validity of the species Acanthocephalus falcatus (Frölich, 1789)*. Acta Parasit. polon. (24) 10: 377-394.

— 1967. *Morphological variability of adult Opisthioglyphe ranae (Frölich, 1791) (Trematoda, Plagiorchiidae)*. Acta Parasit. polon. (3) 15: 15-34.

Lees, E. et C. Combes. 1968. *A new species of the genus Gorgodera (Trematoda: Gorgoderidae), from two species of Anura from the Eastern Pyrenees*. J. Nat. Hist. 2: 215-219.

Meyer, A. 1932-33. *Acanthocephala*. Dr. H. G. Bronns « Klassen und Ordnungen d. Tierreichs », Leipzig (4) 2: 144-146.

N° 37. D. Grobe und V. Lacoste. — Veränderungen beim Crustaceen-Plankton des Sempachersees zwischen 1950 und 1970, insbesondere bei Cyclopiden. (Mit 6 Textabbildungen und 9 Tabellen)

Zoologische Anstalt, Basel.

Unserem verehrten Lehrer, Herrn Prof. R. Geigy, zur Vollendung des 70. Lebensjahres gewidmet.

Seit der ersten Veröffentlichung über den Sempachersee durch Heuscher 1895 sind nur einige weitere Arbeiten publiziert worden, von denen Theiler 1917 und Grobe 1958 als Bezugnahme zu der hier vorliegenden Untersuchung dienen. Der Arbeit Grobe 1958 liegen Planktonfänge aus den Jahren 1949, 1950 und 1951 zugrunde. Eine Nachkontrolle erschien sinnvoll wegen der veränderten Eutrophie-Verhältnisse im See. Um den Vergleich zu ermöglichen, wurde nach der bei Grobe 1958 beschriebenen Methode verfahren. Es standen wieder ein Ruderboot und eine transportable Feldausrüstung für hydrobiologische Untersuchungen zur Verfügung. Die Temperaturen wurden mit Hilfe des Kippthermometers gemessen. Chemische Bestimmungen wurden von anderer Seite vorgenommen (Zimmermann, Christian: Die pelagischen Rotatorien des Sempachersees. Dissertation, in Vorbereitung). Für die hier vorliegende Zusammenstellung konnten 11 Planktonfänge aus verschiedenen Monaten von Januar 1969 bis März 1970 verwendet werden. Ein Planktonfang bestand aus 11 Schöpfflaschenproben zu 4 l Seewasser, das aus verschiedenen Tiefen der Mitte des Sees entnommen wurde, also aus gesamthaft 44 l Wasserprobe. Dazu kamen Schliessnetzfänge, die eine Auffindung seltener Formen sicherten. Schliessnetzfänge älteren Datums ermöglichten die Aussortierung und Bestimmung der Cyclopiden. Die Maschenweite von Filter und Netz betrug 75 μ (Müllerseide Nr. 20 und Nytal-Gewebe).

1. Allgemeine Limnologie

Die Sichttiefe. (Abb. 1, Tab. 1).

Nach Theiler 1917 ist die Sichttiefe für 1910 und 1911 nur während drei Monaten gering, in der ganzen übrigen Zeit beträchtlich gross. Für die Jahre um 1950 dehnt sich die Zeit geringer Sichttiefe auf etwa 7 Monate aus (Mai bis November) und entsprechend ist eine grosse Sichttiefe auf 5 Monate beschränkt. In den Jahren 1969/70 ist die Situation ähnlich, jedoch wird eine weitere Verschie-

bung deutlich, indem die Verringerung der Sichttiefe schon im Februar einsetzt. Phytoplankton, besonders Diatomeen, bewirken diese Erscheinung.

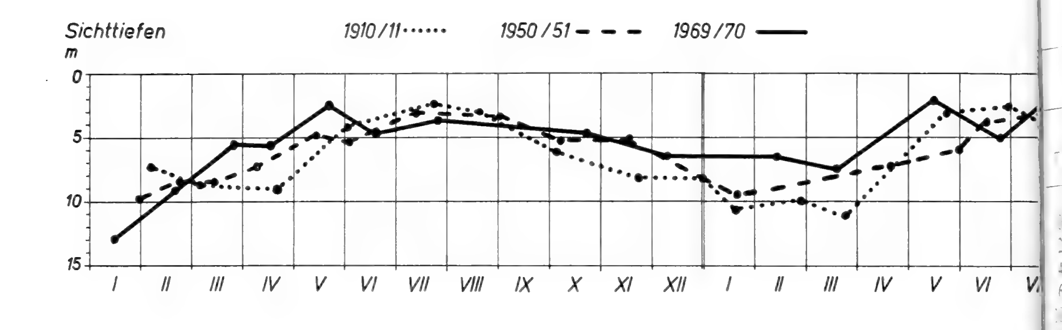


Abb. 1.

Vergleich der Sichttiefen 1910/11, 1950/51, 1969/70.

Tabelle 1.

Sichttiefen.

14. 1.69	12,9 m
20. 2.69	9,1 m
26. 3.69	5,5 m
16. 4.69	5,6 m
21. 5.69	2,4 m
18. 6.69	4,6 m
24. 7.69	3,6 m
21.10.69	4,6 m
8.12.69	6,4 m
12. 2.70	6,5 m
17. 3.70	7,4 m

Die Temperatur

Ein Vergleich der beiden erwähnten Veröffentlichungen mit unseren neuen Daten (Tab. 2) ergibt bei allen Aufzeichnungen weitgehend ähnliche Werte, weshalb wir auf eine graphische Darstellung verzichten. Die Temperaturschichtung während der Sommerstagnation lässt sich wie folgt zusammenfassen: Am Ende des Sommers ist das Epilimnion, je nach Jahreswärme, 4 bis 6 m tief. Für das Metalimnion ergibt sich eine Dicke von rund 15 m. So beginnt das Hypolimnion bei etwa 20 m Tiefe.

Die Wasserfarbe wurde jeweils nach Forel und Ule bestimmt; Werte zwischen 7 und 12 wurden gemessen.

TABELLE 2.

Temperaturen °C.

	1969									1970	
m	14 I	20 II	26 III	16 IV	21 V	18 VI	24 VII	21 X	8 XII	12 II	17 III
0	3,9	2,7	3,7	4,6	16,6	19,2	24,8	14,8	5,5	3,2	2,9
2	3,9	2,8	3,5	4,5	11,8	18,7	23,8	14,2	5,5	3,25	3,0
4	3,9	2,9	3,55	4,45	11,2	15,4	19,25	14,1	5,5	3,25	3,0
6	3,9	3,0	3,5	4,4	9,6	12,25	16,2	14,1	5,5	3,25	3,0
10	3,9	3,0	3,6	4,25	5,7	7,9	10,0	12,8	5,5	3,25	3,0
15	3,9	3,1	3,6	4,2	5,1	6,05	7,1	6,8	5,55	3,25	3,0
20	3,9	3,1	3,6	4,15	4,9	5,1	5,55	6,1	5,5	3,3	3,0
30	3,9	3,1	3,6	4,2	4,8	4,7	4,8	5,1	5,5	3,3	3,0
40	3,9	3,15	3,4	4,15	4,5	4,45	4,5	4,6	4,8	3,3	3,0
60	4,2	3,9	3,75	4,05	4,3	4,3	4,3	4,4	4,8	3,35	3,0
80	4,1	4,1	4,0	3,9	4,2	4,0	4,2	4,4	4,3	3,6	3,05

2. DIE ARTEN

Für die Zeit 1969 und 1970 wurden folgende Arten bestimmt:

Crustacea

Copepoda

Unterordn. Calanoida
Fam. Diaptomidae
Gatt. Eudiaptomus KIEFER 1932
Eudiaptomus gracilis (G. O. SARS 1862)
Unterordn. Cyclopoida
Fam. Cyclopidae
Unterfam. Cyclopinae
Gatt. Cyclops O. F. MÜLLER 1776
Cyclops vicinus vicinus (ULJANIN 1875)
Cyclops abyssorum praealpinus (KIEFER 1939) [1]
Gatt. Mesocyclops G. O. SARS 1914
Mesocyclops leuckarti (CLAUS 1857)

[1] Nach Dussart: *Cyclops praealpinus praealpinus* (KIEFER) 1939?

Phyllopoda

Unterordn.	Cladocera	
Fam.	Sididae	
Gatt.	Diaphanosoma FISCHER	
		Diaphanosoma brachyurum (LIEVEN)
Fam.	Daphniidae	
Gatt.	Daphnia O. F. MÜLLER	
		Daphnia longispina hyalina (LEYDIG)
		Daphnia cucullata (G. O. SARS)
		Daphnia spec. (ev. zu obigen gehörend)
Fam.	Bosminidae	
Gatt.	Bosmina BAIRD	
Unterg.	Eubosmina SELIGO	
		Bosmina spec. (hier konnte die Species nicht ermittelt werden wegen Saisonvariationen)
Fam.	Leptodoridae	
Gatt.	Leptodora LILLJEBORG	
		Leptodora kindtii (FOCKE)

Rotatoria *Asplanchna priodonta* (GOSSE)

Da *Asplanchna* in der Grössenordnung der kleinen Krebse liegt, wurde sie, wie auch in der Arbeit 1949/50/51, mit aufgenommen.

3. DER PROZENTUALE ANTEIL DER VERSCHIEDENEN ARTEN (Abb. 2 Tab. 3)

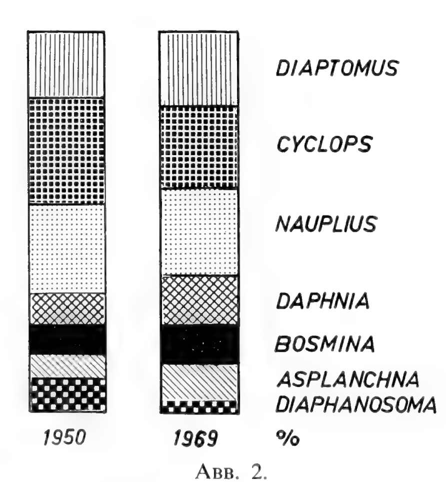


ABB. 2.
Prozente der Arten pro Jahr 1950 (aus Grobe 1958) und 1969.

Die Copepoden nehmen pro 1969 in der prozentualen Darstellung einen kleineren Raum ein als um 1950: Für 1969 = 66,5% gegenüber 1950 = 72,0%. Die Abnahme beträgt 5,5%. Die Nauplien der Copepoden erreichen auch in früheren Jahren zuweilen Werte, wie sie 1969 angetroffen werden: Für 1969 = 25% gegenüber für 1949 = 18%, 1950 = 26% und 1951 = 18%.

Die Cladoceren weisen in der prozentualen Zusammenstellung grössere Zahlen für 1969 als für 1950 auf: 1969 = 24,2% gegenüber 1950 = 22,1%. Dieser Prozentsatz gilt auch etwa für die Jahre 1949 und

TABELLE 3.

Vergleich von Prozentwerten für verschiedene Arten.

Prozentsatz der verschiedenen Krebsplankter 1969, inklusive Asplanchna: (9 Proben):

Datum	Diapt.	Cycl.	Naupl.	Daphn.	Bosm.	Lept.	Dia.	Aspl.
14. 1.	27,65	12,18	56,21	2,17	0,86	0	0	0,86
20. 2.	34,57	13,81	48,50	1,06	0,32	0	0	1,61
26. 3.	35,37	29,15	26,75	2,14	0,05	0	0	6,52
16. 4.	26,19	20,51	20,59	1,64	0,57	0	0	30,48
21. 5.	17,15	30,50	12,03	5.89	13,47	0	0	20,94
18. 6.	5,36	14,90	4,33	14,40	60,84	0	0	0,15
24. 7.	17,42	4,33	16,91	44,97	7,04	0,10	0,97	8,24
21.10.	8,82	28,94	6,46	23,97	4,03	0,12	14,04	13,60
8.12.	9,23	38,78	32,25	12,61	6,59	0	0	0,51
Summe	20,19	21,45	24,89	12,07	10,42	0,02	1,75	9,21
	66,53			24,26				9,21

Entsprechend ausgewählte Monate aus dem Jahr 1950 (8 Proben):

	Diapt.	Cycl.	Naupl.	Daphn.	Bosm.	Lept.	Dia.	Aspl.
Gefundene Zahlen	1472	2157	2086	729	797	8	220	464
%-Werte	18,5%	27,2%	26,3%	9,2%	10,0%	0,1%	2,8%	5,9%
	72,0%			22,1%				5,9%

Vergleichswerte aller Zahlen aus den Jahren 1949 bis 1952 (55 Proben):

	Diapt.	Cycl.	Naupl.	Daphn.	Bosm.	Lept.	Dia.	Aspl.
Gefundene Zahlen	15261	15328	12831	6258	3458	77	2426	4047
%-Werte	25,5%	25,7%	21,6%	10,5%	5,8%	1,1%	4,0%	6,8%
	72,8%			20,4%				6,8%

1951, der Durchschnitt ergibt für 1949 bis 1952 = 20,4%. Kleiner als in früheren Jahren ist die an sich schon reduzierte Zahl während der Wintermonate. In der warmen Jahreszeit jedoch treten explosionartige Vermehrungsschübe auf. Der Wert für Juli 1969 liegt um 20% höher als der für 1949/50/51. Hinsichtlich Artenanteil steht *Daphnia* mit 12% an erster Stelle; sie hat in den vergangenen 20 Jahren im Jahresdurchschnitt um rund 2% zugenommen. An zweiter Stelle lässt sich *Bosmina* mit 10% einfügen; die Zunahme beträgt 4%.

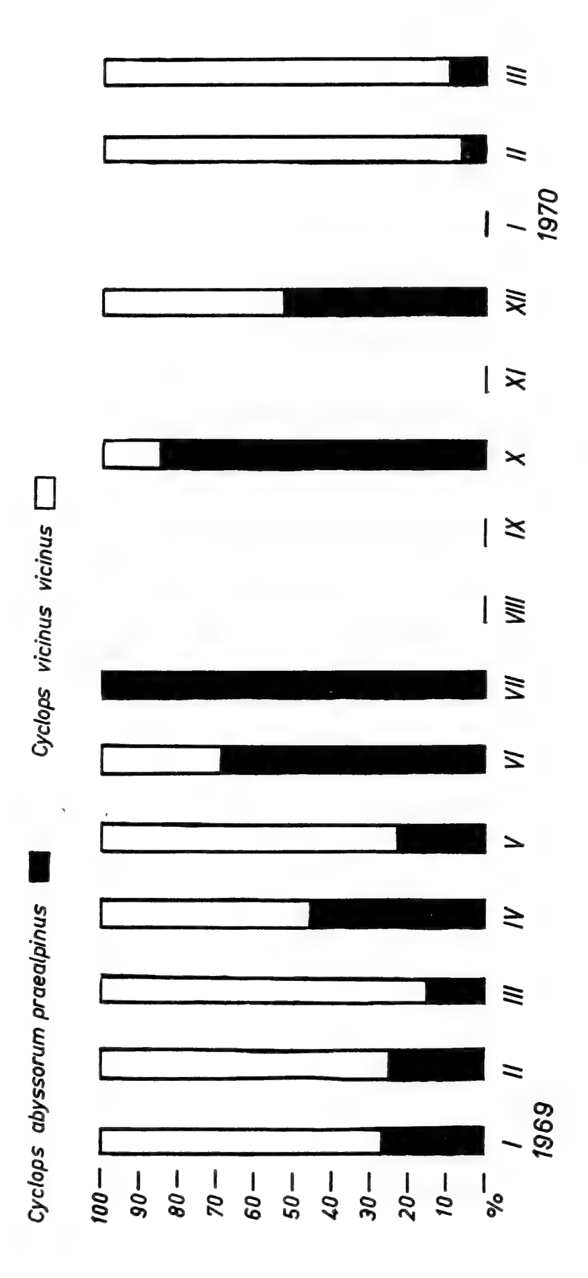


ABB. 3.

Vergleich von *Cyclops abyssorum praealpinus* mit *Cyclops vicinus vicinus*.

Unsere Zahlen erlauben keine Aussage betreffend die übrigen Cladoceren, da das Material hierzu ungenügend ist. Auf die Rotatorien wird von anderer Seite eingegangen.[1]

Auffallend ist der in neuerer Zeit starke Befall der Kleinkrebse durch Vorticella.

Bei den Cyclopiden zeigt sich eine bedeutende Verschiebung. War um 1950 das Verhältnis von *Mesocyclops leuckarti* zu *Cyclops strenuus* etwa 9:1, so betrug

TABELLE 4.

Zusammenstellung der Cyclopiden in je 44 l Probe für 1969/70.

Datum	Cyclops spec.	Mesocycl.	Cycl. stren.
1969			
14. 1.	108	82	26
	116	98	18
20. 2.	162	143	19
	139	107	32
26. 3.	183	162	21
	333	305	28
16. 4.	249	169	80
21. 5.	239	73	166
	507	262	245
18. 6.	887	827	60
24. 7.	120	89	31
21.10.	466	439	27
8.12.	529	463	66
1970			
12. 2.	315	55	260
17. 3.	131	62	69
Total 1969/70	4.484	3.336	1.148
Mittelwert aus 15×44 l	298	222	76
Zum Vergleich Zahlen aus der Zeit um 1950:			
Total 1949 bis 52	11.164	10.155	1.009
Mittelwert aus 42×44 l	269	251	24

[1] ZIMMERMANN, Christian. *Die pelagischen Rotatorien des Sempachersees.* Dissertation. In Vorbereitung.

TABELLE 5.

Aufteilung der Cyclops strenuus *Gruppe in* Cyclops abyssorum praealpinus *und* Cyclops vicinus vicinus.

Datum	Tiefe m	Exemplare Anzahl	♀ adult	C. ab. prae.	C. vic. vic.
14. 1.69	0—50	100	1	27 27%	73 73%
20. 2.69	0—50	100	1	25 25%	75 75%
26. 3.69	0—50	100	11	15 15%	85 85%
16. 4.69	0—15 15—60	100 100	2 13	39 54 > 46,5%	61 46 > 53,5%
21. 5.69	0—15 15—80	100 82	1 0	2 37 > 23,5%	98 45 > 76,5%
18. 6.69	0—15 15—80	56 100	0 5	23 97 > 69%	33 3 > 31%
24. 7.69	40—80	100	37	100 100%	0 0%
21.10.69	0—20 20—80	80 100	3 2	56 100 > 85%	24 0 > 15%
8.12.69	0—20 20—80	100 100	4 32	31 95 > 63%	69 5 > 37%
12. 2.70	0—15 15—50	100 100	6 0	15 0 > 7,5%	85 100 > 92,5%
17. 3.70	0—15 15—60	100 40	1 3	6 6 > 10,5%	94 34 > 89,5%
		1.658	122	728 44%	930 56%

Aus Schliessnetzfängen wurden, wenn möglich, 100 Cyclopiden auf ihre Zugehörigkeit geprüft.

es um 1970 etwa 3:1. Es fand eine Zunahme von *Cyclops strenuus* statt. (Abb. 3, Tab. 4, 5). Genauere Untersuchungen haben ausserdem gezeigt, dass die früher *Cyclops strenuus* genannte Art heute in zwei Arten aufgeteilt werden muss: *Cyclops abyssorum prealpinus* und *Cyclops vicinus vicinus*. Um abzuklären von welchem Zeitpunkt an diese beiden Formen im Sempachersee nachzuweisen sind, wurden Schliessnetzproben aus früheren Jahren durchgesehen. Zwischen 1949 und 1962 konnte nur *Cyclops abyssorum praealpinus* festgestellt werden. In Proben von 1964 an sind beide Formen regelmässig anzutreffen.[1] Da uns für

[1] Herrn Schwander, Sempach, sei herzlich gedankt für die Überlassung der Schliessnetzproben von 1964, da wir für dieses Jahr über keine eigenen Fänge verfügen.

.963 keine Planktonproben zur Verfügung stehen, können wir nur annehmen, lass *Cyclops vicinus* sich in diesem Jahr ansiedelte. Unsere Erhebungen bestätigen lie Erwartung von einem Vorkommen des *Cyclops vicinus* in Epi- und Meta-imnion. Während der kalten Jahreszeit, wenn keine Schichtung im See besteht, st er in allen Tiefen anzutreffen. Das Vorkommen von *Cyclops vicinus* kann als veiteres Kennzeichen für fortgeschrittene Eutrophierung betrachtet werden.

TABELLE 6.

Die Planktondichte in verschiedenen Tiefen.
Zahlen aus dem Jahr 1969 und von entsprechend ausgewählten Monaten aus dem Jahr 1950.

1969

m	14 I	20 II	26 III	16 IV	21 V	18 VI	24 VII	21 X	8 XII	Total	%
0	97	37	15	97	4	295	330	12	122	1.009	6,0
2	88	104	78	181	176	1.193	800	372	186	3.178	18.7
4	82	152	91	118	344	909	563	445	175	2.879	17,0
6	124	124	79	129	392	2.659	466	362	199	4.534	26,8
10	96	80	84	114	73	243	172	254	172	1.288	7,6
15	83	120	109	84	79	106	115	80	133	909	5,4
20	102	125	96	125	56	76	70	25	195	870	5,1
30	81	53	77	96	67	72	33	17	69	565	3,3
40	84	56	72	89	35	91	16	20	38	501	3,0
60	41	72	18	88	20	85	30	7	39	400	2,6
80	49	136	33	93	66	221	172	16	36	822	4,8
	927	1.059	752	1.214	1.312	5.950	2.767	1.610	1.364	16.955	

1950

m	29 I	23 II	11 III	7 IV	12 V	2 VI	12 VII	7 X	24 XI	Total	%
0	39	9	4	3	2	12	2	11	112	194	2,2
2	112	127	40	8	54	150	59	191	135	876	9,7
4	156	200	44	77	60	552	108	276	182	1.655	18,3
6	69	151	48	266	98	338	121	240	127	1.458	16,1
10	92	165	80	255	107	160	563	173	124	1.719	19,0
15	91	150	42	178	62	134	72	55	148	932	10,2
20	97	92	55	91	24	64	57	92	260	850	9,4
30	89	80	29	53	7	18	51	24	15	366	4,1
40	128	51	61	37	4	14	28	12	3	338	3,7
60	125	80	57	31	4	6	12	4	6	325	3,6
80	61	109	107	28	5	4	18	0	5	337	3,7
	1.059	1.214	567	1.027	427	1.452	1.109	1.078	1.117	9.050	

4. Die räumliche Verteilung in der Vertikalen (Tab. 6, 7)

Wie erwartet, ist die vertikale Verteilung der Kleinkrebse während der kalte Jahreszeit heute etwa gleich wie vor zwei Jahrzehnten, nämlich weitgehend homo gen. In der warmen Jahreszeit dagegen ergibt die Berechnung für Oberflächen schicht und Schicht in 2 m Tiefe den etwa doppelten Wert wie früher. Wichti erscheint uns hierbei die erhöhte Zahl epilimnischer Cladoceren einerseits, un andrerseits die Zunahme des Phytoplanktons. Durch beide Faktoren tritt ein grössere Trübung des Oberflächenwassers ein, was wiederum die Flucht licht scheuer Plankter aus den lichtnahen Wasserschichten vermindert.

Tabelle 7.

Vergleich der Planktondichte in verschiedenen Tiefen. Total-Prozentwerte von Tabelle 6.

Tiefe	1969		Ausgewählte Monate für 1950	
0 m	6,0		2,2	
2 m	18,7	68,5	9,7	46,3
4 m	17,0		18,3	
6 m	26,8		16,1	
10 m	7,6		19,0	
15 m	5,4	18,1	10,2	28,6
20 m	5,1		9,4	
30 m	3,3		4,1	
40 m	3,0	13,7	3,7	15,1
60 m	2,6		3,6	
80 m	4,8		3,7	

Betrachtet man Epi- und Metalimnion zusammen, so ergibt sich, dass de Plankton-Anteil um rund 11% zugenommen hat in den letzten 20 Jahren: 1969 = 86,5% und 1950 = 74,9%.

Auch für die Tiefenwasser, nahe dem Seeboden in 80 m Tiefe, werden meist höhere Zahlen für Plankter gefunden als in den Wasserschichten bei 40 m und 60 m Tiefe. Dies war früher auch schon der Fall, der Prozentsatz hat sich jedoch vergrössert. Oft bestehen diese Populationen hauptsächlich aus jungen Individuen der selben Art (*Mesocyclops*, *Bosmina* im Juli 1969; dann Nauplien in Mai, Juni, Juli 1969) und zuweilen vorwiegend aus adulten Cyclopiden der *Cyclops-strenuus*-Gruppe, und zwar aus Tieren, die sich in Reproduktion befinden.

5. Die zeitliche Verteilung des Krebsplanktons (Abb. 4, 5, 6, Tab. 8)

Die quantitative Verteilung des Gesamtplanktons. (Abb. 4)

Werden die jetzigen mit früheren Aufzeichnungen verglichen, so ist ein Tiefstand für den Monat März deutlich, und zwar sowohl für 1969/70 wie für

Tabelle 8.

Für den Vergleich der Arten ausgesuchte Daten von 1969 und 1950. (M = Mittelwert pro 4 l Wasserprobe)

Datum	Diapt.	Cycl.	Naup.	Daph.	Diaph.	Bosm.	Lept.	Aspl.	Total
14.I 69	254	112	517	20	0	8	0	8	919
20.II 69	378	150	531	12	1	3	0	17	1 092
26.III 69	303	258	232	18	0	1	0	55	867
16.IV 69	318	249	250	20	0	7	0	370	1 214
21.V 69	285	507	200	98	0	224	0	348	1 662
18.VI 69	319	887	258	857	0	3 620	0	9	5 950
24.VII 69	482	120	468	1 244	27	195	3	228	2 767
21.X 69	142	466	104	386	226	65	2	219	1 610
Jan.-Okt.	2 481	2 749	2 560	2 655	254	4 123	5	1 254	16 081
M/4 l	28	31	29	30	3	47	0	14	182

Diapt. + Cycl.: 59; Daph. bis Lept.: 80; Diapt. + Cycl. + Naup.: 88

Datum	Diapt.	Cycl.	Naup.	Daph.	Diaph.	Bosm.	Lept.	Aspl.	Total
29.1 50	185	232	475	40	0	20	0	107	1 059
23.II 50	241	220	583	68	0	47	0	55	1 214
11.III 50	107	190	226	15	0	21	0	8	567
7.IV 50	214	270	276	43	0	140	0	84	1 027
12.V 50	49	115	14	58	0	174	0	17	427
2.VI 50	172	206	304	236	0	371	0	163	1 452
12.VII 50	223	526	120	194	4	23	4	15	1 109
6.X 50	281	398	88	75	216	1	4	15	1 078
Jan.-Okt.	1 472	2 157	2 086	729	220	797	8	464	7 933
M/4 l	17	25	24	8	2	9	0	5	90

Diapt. + Cycl.: 42; Daph. bis Lept.: 19; Diapt. + Cycl. + Naup.: 66

1950/51. Während anschliessend die Kurve für 1950 zwischen den Zahlen 500 und 1500 verläuft, steigt diejenige für 1969 im Mai steil an und bildet im Juni eine Spitze mit nahezu 6000 Planktern. In früheren Jahren konnte eine derart grosse Besiedlungsdichte nie registriert werden. Gegenwärtig bleibt auch eine relativ grosse Dichte bis in den Winter hinein erhalten; ungefähr 1500 Plankter

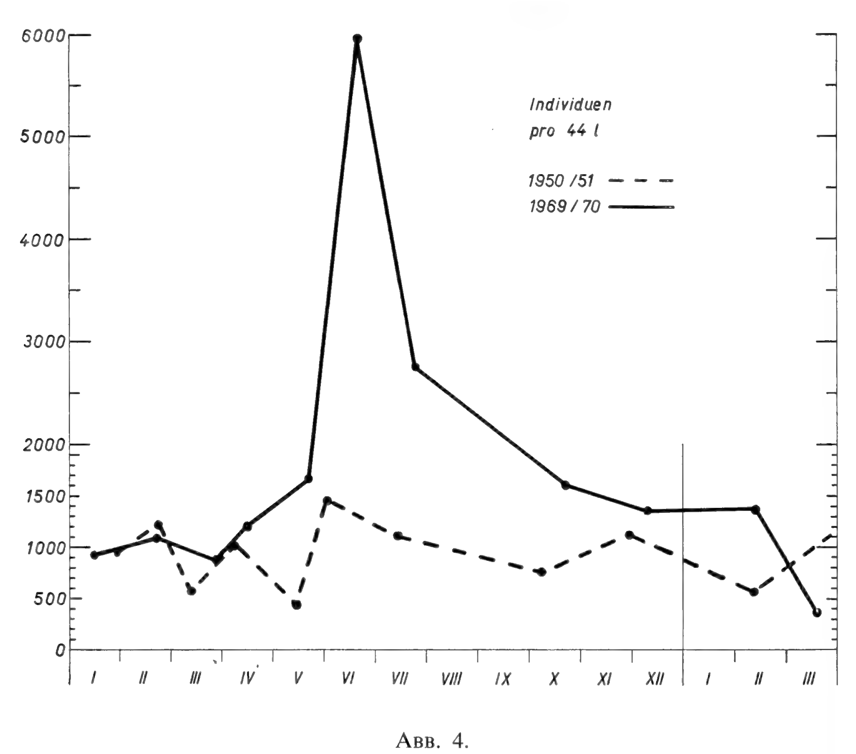


Abb. 4.
Zeitliche Verteilung des Gesamtplanktons.

und früher etwa um 1000. Leider fehlen Proben für August und September, sodass ein Ansteigen der Zahl durch Zunahme von *Diaphanosoma* nur vermutet werden kann.

Die quantitative Verteilung der verschiedenen Arten. (Abb. 5, 6)

Gegenüber früher zeigen die Copepoden einen leicht veränderten Kurvenverlauf, indem die Spitzen für Maxima ausgeprägter sind. Berechnet man die Mittelwerte für Copepoden, so ergibt sich für 4 l Wasserprobe: 1969 = 88 und 1950 = 66 Individuen (Tab. 8).

Beträchtliche Abweichungen zu den früheren Aufzeichnungen ergeben sich für die Cladoceren *Daphnia* und *Bosmina*. Im Winter ist die Zahl kleiner als

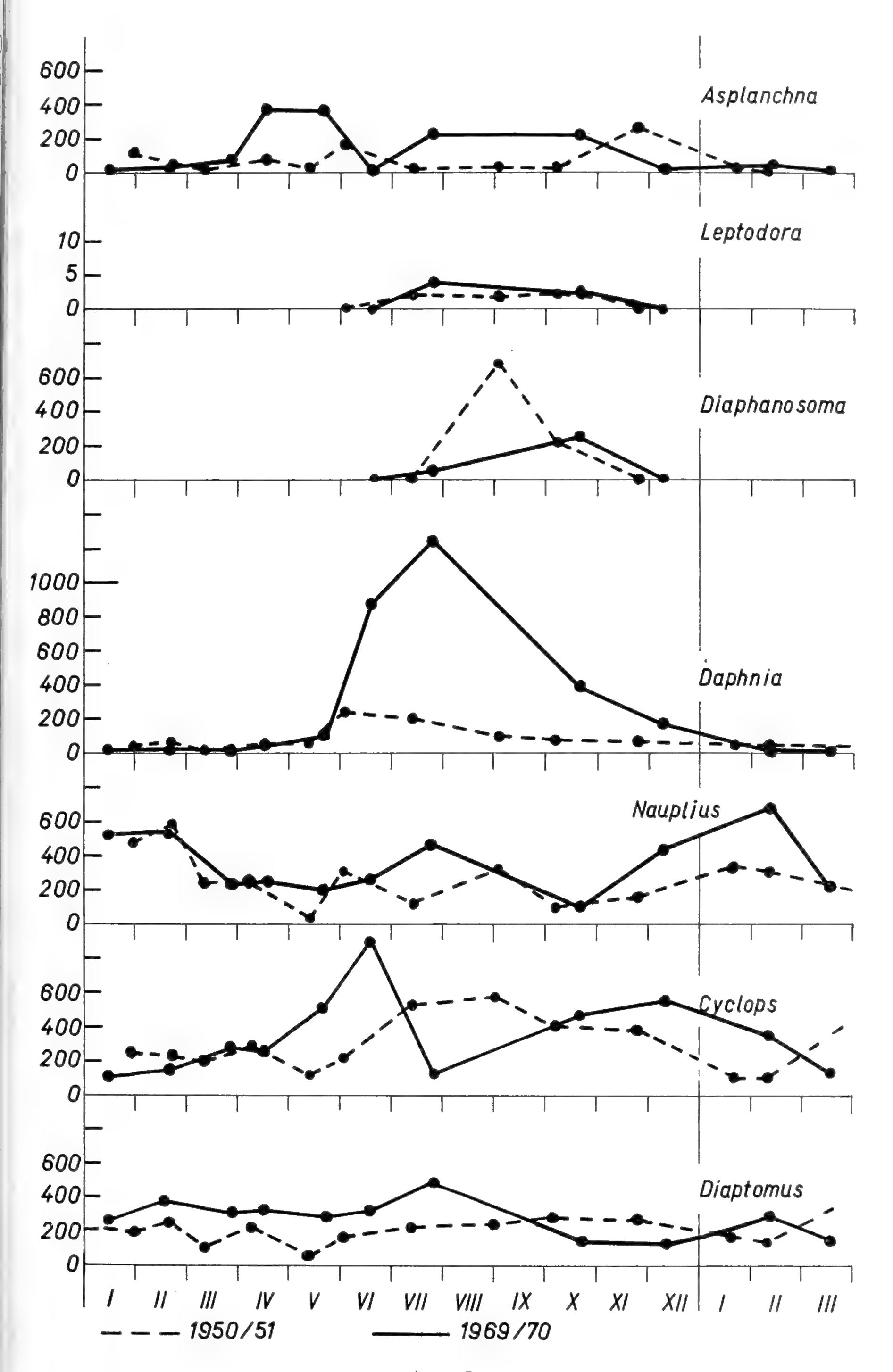


ABB. 5.
Zeitliche Verteilung der Arten.

vor 20 Jahren, im Sommer jedoch viel grösser. Aussergewöhnlich hohe Spitzenwerte beeinflussen ausserdem den Jahresprozentsatz (Tab. 3). An Individuen finden sich in je 44 l Wasserprobe:

Daphnia:	Juli 1969 = 1244	*Bosmina:*	Juni 1969 = 3620
	Juli 1950 = 114		Juni 1950 = 370

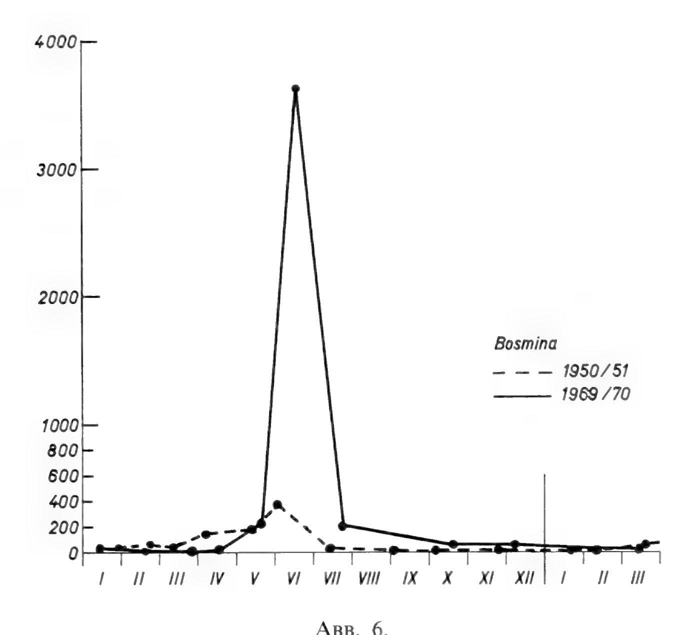


Abb. 6.

Zeitliche Verteilung der Arten.

Die Mittelwerte sind in der zur Diskussion stehenden Zeit ganz erheblich angestiegen. Bei *Daphnia* auf den dreieinhalbfachen und bei *Bosmina* auf den fünffachen Wert! Mittelwerte für 4 l Wasserprobe:

Cladoceren:	1969 = 80	1950 = 19
Daphnia	1969 = 30	1950 = 8
Bosmina	1969 = 47	1950 = 9

Für *Asplanchna* ist der Mittelwert mehr als doppelt so gross.

6. Dichte des Krebsplanktons (Tab. 9)

In neuerer Zeit ist die Dichte offensichtlich grösseren Schwankungen unterworfen als in der Zeit vor zwei Jahrzehnten. Entsprach die Zunahme im Frühling 1950, von März bis Juni, etwa einer Verdreifachung der Plankterzahl, so wird

Tabelle 9.

Mittelwert pro 4 Liter Wasser.

29.Januar	1950	1 059	14.Januar	1969	927
29.Januar	1950	818	14.Januar	1969	912
23.Februar	1950	1 214	20.Februar	1969	1 092
11.März	1950	567	26.März	1969	867
7.April	1950	1 027	16.April	1969	1 214
12.Mai	1950	427	21.Mai	1969	1 662
2.Juni	1950	1 452	18.Juni	1969	5 950
12.Juli	1950	1 109	24.Juli	1969	2 767
7.Oktober	1950	744	21.Oktober	1969	1 610
29.November	1950	1 117	8.Dezember	1969	1 364
11.Februar	1951	560	12.Februar	1970	1 386
Durchschnitt vom			17.März	1970	493
13.März	1949 und				
27.März	1952	569			
		10 663			20 244

10 663 : 132 = 80,7
Mittelwert von 4 Liter Wasser

= 80,7
1950

20 244 : 132 = 153,3
Mittelwert von 4 Liter Wasser

= 153,3
1969

Das Material zur Berechnung des Mittelwertes stammt aus Proben vom Monat Januar des ersten Jahres bis zum Monat März des folgenden Jahres.

Zum Vergleich wurde das Jahr 1950 gewählt, weil zu ähnlichen Zeitpunkten dem See entnommene Proben vorhanden sind. Da Proben vom März 1951 fehlen, wurden sie durch Durchschnittswerte vom März 1949 und 1952 ersetzt.

Die Zahlen der verschiedenen Fänge von 1950 sind nicht extrem, sondern stimmen mit den parallelen Serien der Jahre 1949, 1951 und 1952. überein. Deshalb kann der Mittelwert dieses Jahres gut isoliert mit demjenigen des Jahres 1969 bis anfangs 1970 verglichen werden.

sie jetzt in der gleichen Jahreszeit rund siebenfach vergrössert; für 1969 von 860 auf 6000 Plankter.

Eine weitere Veränderung lässt sich aus der Berechnung der Mittelwerte pro 4 l Wasserprobe ablesen. In der Tabelle (Tab. 9) wurde die grösstmögliche Zahl von vergleichbaren Fängen eingetragen. Auch hier ist die Zahl für 1969 fast doppelt so gross wie für 1950.

Der statistische Vergleich der beiden Jahreskurven aus Abbildung 4 nach Wilcoxon-Test für Paar-Differenzen ergibt eine Signifikanz bei $2\alpha < 0{,}01$.

Die Auszählungsprotokolle stehen Interessenten jederzeit zur Verfügung.

Diskussion und Zusammenfassung

In neuerer Zeit eingebrachte Planktonproben werden mit solchen aus den Jahren um 1950 verglichen. Es zeigen sich folgende Unterschiede:

1. Die Kurve für die Sichttiefe verläuft 1969/70 flacher als früher; vom Vorfrühling bis in den Herbst ist die Sichttiefe gering.
2. Die Copepoden nehmen bei prozentualer Berechnung einen kleineren Raum als früher ein, obwohl die Zahl für Mittelwerte um ein Drittel grösser geworden ist.
3. Bei Cyclopiden hat sich die Zahl zugunsten von *Cyclops strenuus* verschoben. Der Mittelwert für *Mesocyclops leuckarti* ist praktisch unverändert.
4. Die früher und auch in dieser Arbeit unter *Cyclops strenuus* aufgeführten Copepoden konnten als zu zwei Arten gehörend bestimmt werden: *Cyclops abyssorum praealpinus* und *Cyclops vicinus vicinus*. Letzerer ist für die Zunahme von *Cyclops strenuus* verantwortlich.
5. Aus Schliessnetzproben konnte *Cyclops vicinus* von 1964 an regelmässig nachgewiesen werden. Zwischen 1949 und 1962 war er in keiner Probe enthalten.
6. In den Oberflächenschichten findet zur warmen Jahreszeit eine explosionsartige Vermehrung der Cladoceren *Daphnia* und *Bosmina* statt.
7. Der Mittelwert pro 4 l Wasserprobe hat sich in zwei Jahrzehnten auf das Doppelte erhöht. Die Verdoppelung gilt in gleicher Weise für das Krebsplankton wie für den Rotator *Asplanchna*.

Die Ergebnisse weisen auf eine bemerkenswerte Beschleunigung der Eutrophierungsprozesse im Sempachersee hin. Wie bei vielen in hochzivilisierten Ländern gelegenen Seen, die während der vergangenen Jahrzehnte überdüngt wurden, kam es auch hier zu einer gewaltsamen Eutrophierung. Die Veränderungen zeigen sich durch Zunahme von Phytoplankton in Frühling und Herbst, wie Messungen der Sichttiefe belegen, dann in Bevölkerungsexplosionen der Cladoceren in den Oberflächenschichten des Sees zur warmen Jahreszeit, im Auftreten von *Cyclops vicinus* und in einer Zunahme der Gesamtdichte des Krebsplanktons auf rund den doppelten Wert. Die Inbetriebnahme der Kläranlage Sempach sollte dazu beitragen, die Überdüngung, die in wenigen Jahren zu einer Vergiftung des Seewassers führen kann, mindestens abzubremsen.

Résumé

Les résultats indiquent une accélération considérable des processus d'eutrophisation du lac de Sempach. Comme c'est le cas pour de nombreux lacs des pays très civilisés, qui ont été surenrichis au cours des dernières décennies, le lac de Sempach a subi lui aussi une eutrophie forcée.

Les modifications se manifestent par une augmentation du phytoplancton .u printemps et en automne, comme l'ont prouvé des mensurations de la profon-leur de visibilité, par des explosions démographiques des Cladocères dans la ouche superficielle du lac durant la saison chaude, par l'apparition de *Cyclops 'icinus* et par une augmentation de la densité générale du plancton de Crustacés le l'ordre du simple au double. La mise en service de la station d'épuration de ;empach devrait contribuer à freiner le surenrichissement en engrais, qui pourrait iboutir en quelques années à une intoxication de l'eau du lac.

LITERATUR

)u Bois, A. M. und R. Geigy. 1935. *Beiträge zur Oekologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von Sialis lutaria L.* Rev. suisse Zool. 42, 6. pp. 169-248.

)ussart, Bernhard. 1969. *Les Copépodes des eaux continentales.* Tomes I et II. Edition: N. Boubée & Cie, Paris. pp. 1-500 & 1-292.

}eigy, R. und D. Grobe. 1950. *Verteilung des Zooplanktons im Sempachersee zu verschiedenen Jahreszeiten (1948-1950).* Rev. suisse Zool. 57, 19. pp. 533-542.

}robe, D. 1958. *Mehrjährige Untersuchungen am Zooplankton des Sempachersees.* Rev. suisse Zool. 65, 1. pp. 1-93.

Ierbst, Hans Volkmar. 1962. *Blattfusskrebse (Phyllopoden).* Kosmos-Verlag, Stuttgart. pp. 1-130.

Ieuscher, J. 1895. *Der Sempachersee und seine Fischereiverhältnisse.* Schweizerische Fischerei-Zeitung 3, pp. 1-51.

Kiefer, Friedrich. 1960. *Ruderfusskrebse (Copepoden).* Kosmos-Verlag, Stuttgart. pp. 1-97.

Rylow, W. H. 1935. *Das Zooplankton der Binnengewässer.* Schweizerbart, Stuttgart. pp. 1-272.

Theiler, A. 1917. *Beiträge zur Planktonkunde des Sempachersees und des Baldeggersees.* Mitt. Naturforsch. Ges., Luzern, 7, pp. 311-357.

Jle, W. 1892. *Die Bestimmung der Wasserfarbe in den Seen.* Petermanns Mitteilungen 28.

N° 38. **M. Güntert** und **V. Ziswiler.** — Konvergenzen in der Struktur von Zunge und Verdauungstrakt nektarfressender Papageien. (Mit 5 Textabbildungen)

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

Einleitung

Nektarivorie, d.h. die Ernährung durch Blütennektar, Pollen und Fruchtsäfte, wurde in verschiedenen Vogelordnungen voneinander unabhängig entwickelt. Die nektarfressenden Familien der Trochilidae, Nectariniidae und Meliphagidae stellen einen klassischen Fall konvergenter Differenzierung dar. Auch in der Ordnung Psittaci finden wir eine Anzahl nektarivorer Formen, einerseits die Gruppe der Trichoglossinae (Pinselzungenloris), andererseits die Gattungen *Loriculus*, *Lathamus* und *Psittaculirostris*, deren systematische Stellung noch umstritten ist. Da aus einer vergleichenden Analyse des Verdauungstraktes der Papageien (Güntert und Ziswiler, in Vorb.) geschlossen werden darf, dass alle rezenten Papageienarten aus einer gemeinsamen körnerfressenden Ahnengruppe evoluiert haben, stellt sich die Frage, ob die nektarivoren Formen monophyletisch oder aber durch mehrmalige Sonderentwicklung aus granivoren Vorfahren entstanden sind.

In der vorliegenden Arbeit wird gezeigt, welche Strukturen des Ernährungssystems im Zusammenhang mit der Spezialisation auf das Nektarfressen adaptive Umwandlungen erfahren haben. Ferner soll durch einen Vergleich der Merkmale die konvergente Entstehung der nektarfressenden Psittaciden belegt werden.

Material und Methoden

Für diese Arbeit standen uns 12 Spezies nektarfressender Papageien zur Verfügung (Tab. 1); zum Vergleich wurden 35 körnerfressende Arten beigezogen. Bei all diesen Tieren wurden die einzelnen Abschnitte des Verdauungstraktes vermessen und die Zahlenwerte nach Transformation durch die Gewichtswurzel (Rensch 1948, Ziswiler 1967) verglichen. Die Unterschiede wurden mit Hilfe des Wilcoxon-Mann-Whitney-Testes auf Signifikanz geprüft. Zur Untersuchung der mikroskopischen Anatomie der Verdauungsorgane wurden mehrere Individuen histologisch verarbeitet. Die Oberflächenstruktur der Zunge ausgewählter Exem-

lare wurde mit dem Raster-Elektronenmikroskop der Universität Zürich untersucht.

TABELLE 1

UntersuchteFormen	Individuen
Charmosyna palmarum (Gmelin)	4
Domicella domicella (Linné)	1
Glossopsitta concinna (Shaw)	2
Phigys solitarius (Suckow)	4
Trichoglossus haematodus (Linné)	9
Trichoglossus johnstoniae (Hartert)	2
Trichoglossus versicolor (Lear)	1
Vini australis (Gmelin)	7
Loriculus philippensis (P. L. S. Müller)	3
Loriculus vernalis (Sparrman)	1
Lathamus discolor (White)	3

Wir danken Herrn Dr. R. BURKARD, Küsnacht, der uns in grosszügiger Weise das umfangreiche Untersuchungsmaterial überliess.

ZUNGE

Bei nektarivoren Papageien besteht die Tendenz, die bei Körnerfressern breite und kurze Zunge zu verschmälern, zu verlängern und zu einem Leckpinsel umzugestalten. Der Leckpinsel wird durch Papillen auf dem Zungenrücken gebildet. Bei den untersuchten Arten lassen sich 3 verschiedene Zungentypen unterscheiden:

1. Trichoglossinen-Typ:

Die lange, schmale Zunge trägt im distalen Bereich einige hundert lange, borstenförmige Papillen, die bei starker Vergrösserung feine Querrippen erkennen lassen (Abb. 1). Diese Papillen werden zum grossen Teil vom stark verhornten Epithel gebildet; das Bindegewebe der Cutis und die Kapillaren reichen nur bis etwa zur halben Papillenhöhe (STEINBACHER 1951).
Eine Besonderheit zeigt das Zungenskelett, welches hier einen sog. Parahyalbogen bildet, der sonst nur bei den Vertretern der Gattung *Nestor* und bei *Melopsittacus undulatus* vorkommt (GIEBEL und NITZSCH 1858; GARROD 1872, 1874; MIVART 1895, 1896; THOMPSON 1899; MUDGE 1901). Dieser Zungentyp ist für die Pinselzungenloris (Trichoglossinae) charakteristisch.

2. *Loriculus*-Typ:

Auf dem Zungenrücken der ebenfalls langen und schmalen Zunge verlaufen vorne leicht divergierende Längswälle, die durch Furchen voneinander getrennt werden. Die Längswälle sind auch bei körnerfressenden Formen vor-

ABB. 1.

Trichoglossus haematodus (Linné). Zungenpapillen.
REM-Aufnahme, Vergrösserung 145 fach.

handen, doch sind sie bei diesen bedeutend flacher. Bei *Loriculus philippensis* werden die Wälle an der Zungenspitze durch quere Einschnitte unterteilt. Dadurch kommt es zur Bildung kurzer, fleischiger Papillen (Abb. 2), deren Zahl jedoch bedeutend geringer ist als bei Trichoglossinen. Bei dem von uns untersuchten Exemplar von *Loriculus vernalis* fehlen die Papillen. Das Zungenskelett entspricht dem der körnerfressenden Arten.

3. *Lathamus*-Typ:

Bei *Lathamus discolor* ist die Zunge wie bei granivoren Papageien kurz, breit und löffelförmig. Der distale Bereich ist jedoch mit einer grossen Zahl kurzer,

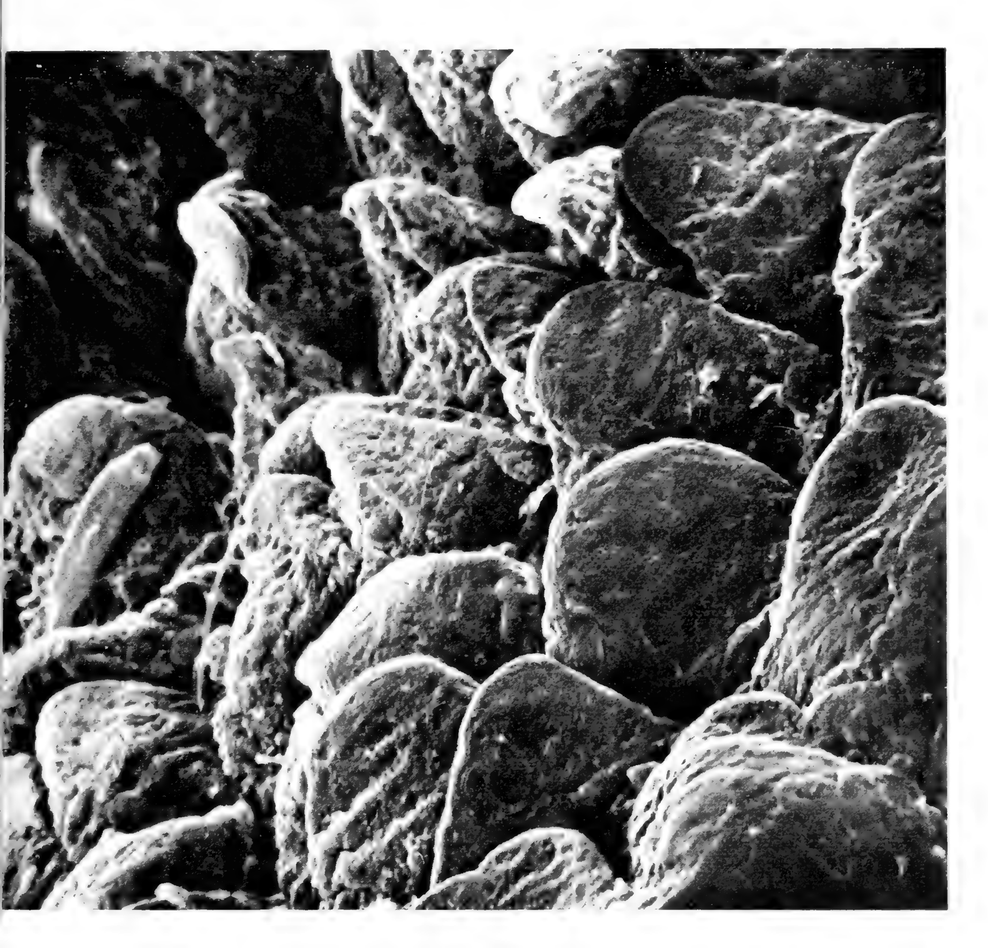


Abb. 2.
Loriculus philippensis (P. L. S. Müller). Zungenpapillen.
REM-Aufnahme, Vergrösserung 220 fach.

fleischiger, etwas abgeplatteter Papillen besetzt (Abb. 3), die sich auch im mikroskopischen Bau von denen des Trichoglossinen-Typs unterscheiden. Das coriale Bindegewebe und die Kapillarschlingen reichen hier bis unmittelbar unter die Papillenspitze, worauf vermutlich das fleischige Aussehen der Papillen zurückzuführen ist. Der Bau des Zungenskeletts entspricht dem der Körnerfresser (Forbes 1879).

Ösophagus

Der Ösophagus der verschiedenen Papageiengruppen ist erstaunlich einheit lich aufgebaut. Unterschiede lassen sich aber in der Ausdehnung des Schleimdrüse

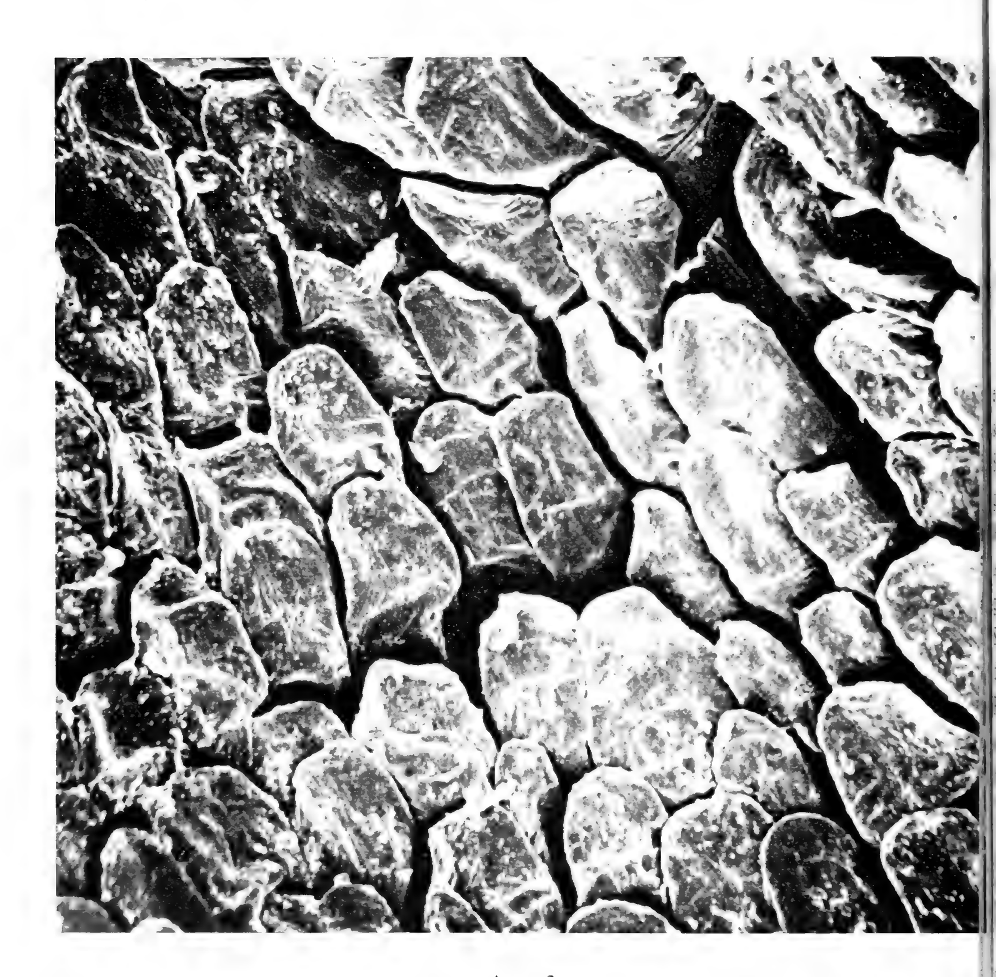


Abb. 3.

Lathamus discolor (White). Zungenpapillen.
REM-Aufnahme, Vergrösserung 115 fach.

enthaltenden Ösophagusabschnittes feststellen. Die Ösophagusdrüsen, die b Papageien auf eine kurze Strecke vor dem Drüsenmagen beschränkt sinc werden bei nektarivoren Formen auf einen noch kürzeren Bereich reduziert dabei dürfte es sich um eine Adaptation an die weiche Nahrung handeln. Ein

Ausnahme macht jedoch *Lathamus discolor*, der in der relativen Länge des Drüsenabschittes mit den granivoren Papageien übereinstimmt (Tab. 2).

TABELLE 2

Länge des Schleimdrüsen enthaltenden Ösophagusabschnittes, in % der Ösophaguslänge.

Körnerfresser	13—24
Trichoglossinae	5—10
Loriculus ssp.	5—6
Lathamus discolor	—18

DRÜSENMAGEN

Der Drüsenmagen der Papageien lässt sich unterteilen in einen cranialen, eigentlichen Drüsenteil, der die enzym- und säureproduzierenden Zusammengesetzten Drüsen (ZD) enthält, und in einen caudalen Abschnitt ohne ZD, das sog. Schaltstück. Bereits STEINBACHER (1934) hat darauf hingewiesen, dass bei Trichoglossinen das Schaltstück verlängert und die ZD im cranialen Bereich zu Drüsenfeldern oder „Juga" zusammengefasst und durch ZD-freie Zonen voneinander isoliert werden. Juga sind auch bei den Vertretern der Gattung *Loriculus* ausgebildet, bei *Lathamus discolor* sind die Drüsen jedoch homogen verteilt. Die Schaltstückverlängerung fehlt bei *Loriculus* und *Lathamus*. Die Vergrösserung dieses Abschnittes entspricht vermutlich einer Erweiterung des Bereiches optimaler Pepsinwirkung und scheint somit eine Anpassung an proteinreiche Nahrung, wie sie die Pollen darstellen, zu sein (STEINBACHER 1934, GÜNTERT und ZISWILER, in Vorb.).

MUSKELMAGEN

Als Adaptation an die unterschiedliche Nahrungskonsistenz wird der Muskelmagen bei Nektarfressern reduziert und übernimmt vorwiegend Speicherfunktion. Die Rückbildung betrifft sowohl die Muskelschichten wie die Koilinschicht. Die extremsten Fälle von Reduktion zeigen die Trichoglossinen, besonders die Gattung *Glossopsitta*, wo der Muskelmagen im Verdauungskanal äusserlich kaum mehr zu erkennen ist. Auch bei *Loriculus* ist der Muskelmagen weitgehend rückgebildet Dagegen ist der Magen bei *Lathamus discolor* wie bei Körnerfressern ein muskulöses Kauorgan; einzig die Koilinschicht ist etwas dünner als bei granivoren Arten.

Die Koilinschicht lässt, neben den Unterschieden in der Schichtdicke, eine gruppentypisch verschiedene Strukturierung erkennen. Während ihre Oberfläche

Abb. 4.

Platycercus elegans flaveolus (Gould). Muskelmagen, halbiert. Einmündung des Drüsenmagens oben rechts. Vergrösserung 6,5 fach.

bei Körnerfressern 4 bis 10 grobe Wülste bildet (Abb. 4), findet man bei Tricho-glossinen und bei den Vertretern von *Loriculus* 15 bis 25 feine, leistenförmige Erhebungen (Abb. 5). *Lathamus discolor* stimmt in diesem Merkmal wiederum mit den granivoren Papageien überein.

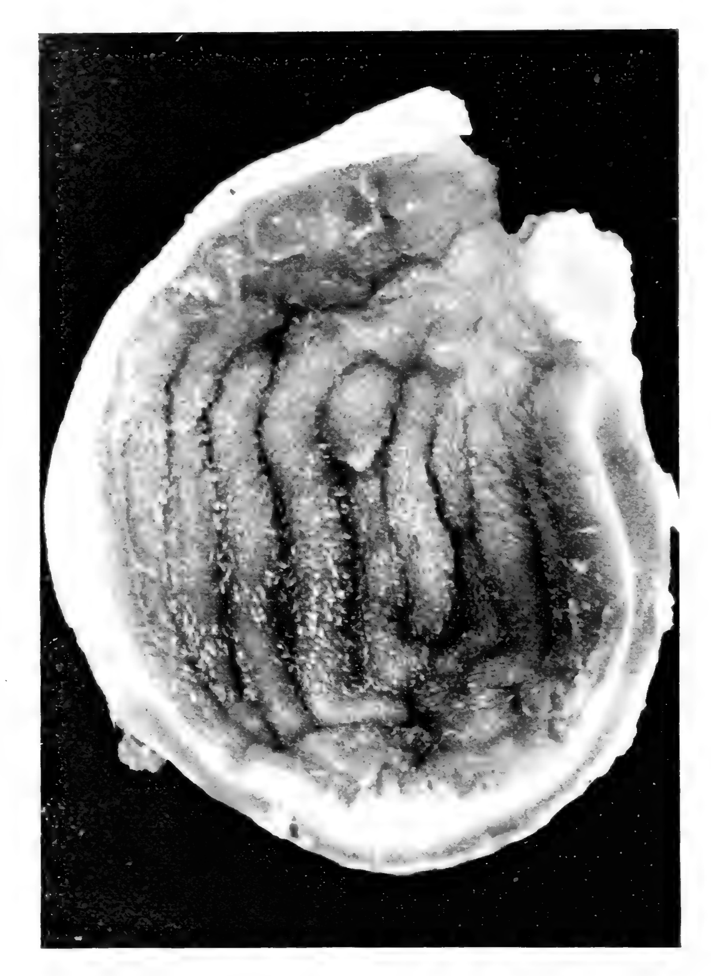


Abb. 5.

Trichoglossus haematodus (Linné). Muskelmagen, halbiert.
Oben rechts Einmündung des Drüsenmagens. Vergrösserung 6,5 fach.

Darm

Der Darm ist bei allen untersuchten Papageien gleich aufgebaut. Unterschiede fanden wir einzig in der relativen Darmlänge, die bei den nektarivoren Trichoglossinen und Loriculinen signifikant kürzer ist als bei körnerfressenden Arten; hingegen hat *Lathamus discolor* wie diese einen langen Darm. Unsere Beobachtung stimmt mit den Ergebnissen anderer Autoren (Desselberger 1931, Hesse 1935, Rensch 1948, Eber 1956, Ziswiler 1967) überein, die bei Körner-

fressern eine grössere relative Darmlänge als bei Frucht- oder Insektenfressern gefunden haben.

Diskussion

Die zwischen den nektarfressenden Papageien bestehenden Unterschiede in der äusseren Morphologie, in anatomischen und osteologischen Merkmalen sowie im Verhalten (Salvadori 1891, Berlioz 1941, Verheyen 1956, Glenny 1957, Boetticher 1959, Brereton 1963) bewogen verschiedene Autoren, eine konvergente Entstehung der Nektarivorie bei Papageien anzunehmen. Andere Bearbeiter sahen jedoch in der übereinstimmenden Ernährungsweise und im Vorhandensein einer Pinselzunge den Ausdruck einer nahen Verwandtschaft. Unser Vergleich des Ernährungssystems zeigt, dass die nektarivoren Papageien, als Anpassung an die unterschiedliche Konsistenz und chemische Beschaffenheit ihrer Nahrung, von den übrigen Vertretern der Ordnung abweichende morphologische Verhältnisse aufweisen. Die adaptiven Umwandlungen betreffen vor allem die Zunge und den Magen. Gleichzeitig wird ersichtlich, dass die Veränderungen nicht bei allen Formen gleich weit fortgeschritten sind; so finden sich bei *Lathamus discolor*, abgesehen von der Pinselzunge, keine weiteren Adaptationen an Nektarivorie. Dies und die je gruppentypische Modifikation der Zunge unterstützen die Hypothese einer konvergenten Evolution; auch die vergleichende Analyse des Trinkverhaltens verschiedener Papageiengruppen (Homberger und Ziswiler, in Vorb.) bestätigt die Richtigkeit dieser Annahme.

Zusammenfassung

1. Die Morphologie der Zunge und des Verdauungstraktes von 12 nektarfressenden Papageien-Spezies werden verglichen.
2. Bei nektarivoren Papageien lassen sich 3 Pinselzungen-Typen von je verschiedener Zungenform und Papillenstruktur unterscheiden.
3. Bei einheitlichem histologischem Aufbau zeigt der Verdauungskanal der Vertreter verschiedener Nektarfressergruppen von den körnerfressenden Papageien mehr oder weniger stark abweichende grobmorphologische Verhältnisse. Die meisten dieser Unterschiede lassen sich als Adaptationen an die unterschiedliche Konsistenz und chemische Beschaffenheit der Nahrung interpretieren.
4. Die gruppentypische Zungenmodifikation und die unterschiedlich weit fortgeschrittene Umwandlung der Verdauungsorgane lassen auf eine konvergente

Entstehung der Nektarfressergruppen aus körnerfressenden psittaciden Vorfahren schliessen.

Résumé

1. Les adaptations morphologiques de la langue et du tractus digestif de différents groupes de Perroquets nectarivores ont été étudiées.

2. Chez les Perroquets, au moins trois types de langue en brosse sont présents, différant l'un de l'autre par la forme linguale et par la structure fine des papilles.

3. Chez différentes espèces nectarivores, les caractères externes du tractus digestif divergent, à un degré différent, de ceux des perroquets granivores, alors que les structures histologiques restent généralement uniformes.

4. Des modifications de la langue et du tractus digestif, spécifiques à un groupe étayent l'hypothèse d'une évolution convergente de la nectarivorie chez les Perroquets.

Summary

1. Morphological adaptations to nectar feeding in tongue and digestive tract of different nectarivorous parrot groups were studied.

2. In parrots at least three brush tongue types are present, differing in the tongue shape and in the fine structure of their papillae.

3. In different nectarivorous species the external features of the digestive tract diverge to a various extent from the conditions seen in granivorous parrots, whereas histological structures are generally uniform.

4. Group-specific modifications of the tongue and of the digestive tract support the hypothesis of a convergent evolution of nectar feeding in parrots.

LITERATURVERZEICHNIS

Berlioz, J. 1941. *Recherches ostéologiques sur le crâne des perroquets.* Oiseau 11: 17-36.

Boetticher, H. von. 1959. *Papageien.* Wittenberg: Ziemsen.

Brereton, J. L. 1963. *Evolution within the Psittaciformes.* Proc. XIII Int. Orn. Congr.: 499-517.

Desselberger, H. 1931. *Der Verdauungstrakt der Dicaeiden nach Gestalt und Funktion.* J. Orn. 79: 353-370.

EBER, G. 1956. *Vergleichende Untersuchungen über die Ernährung einiger Finkenvögel.* Biol. Abh. 13/14: 1-60.

FORBES, W. A. 1879. *On the systematic position of the genus Lathamus.* Proc. Zool. Soc., London: 166-174.

GARROD, A. H. 1872. *Note on the tongue of the psittacine genus Nestor.* Proc. Zool. Soc., London: 787-789.

— 1874. *On some points in the anatomy of the parrots which bear on the classification of the suborder.* Proc. Zool. Soc., London: 586-598.

GIEBEL, C. und C. L. NITZSCH. 1858. *Die Zunge der Vögel und ihr Gerüst.* Z. ges. Naturwiss. 11: 19-51.

GLENNY, F. H. 1957. *A revised classification of the Psittaciformes based on the carotid artery arrangements patterns.* Ann. Zool., Agra (India) 2: 47-56.

GÜNTERT, M. und V. ZISWILER (in Vorb.). *Morphologische Radiation des Verdauungstraktes bei Papageien.*

HESSE, R. 1935. *Tierbau und Tierleben.* Band 1, Jena: G. Fischer.

HOMBERGER, D. G. und V. ZISWILER (in Vorb.). *Fress- und Trinkverhalten bei Papageien.*

MIVART, S. G. 1895. *On the hyoid bone of certain parrots.* Proc. Zool. Soc., London: 162-174.

— 1896. *On the hyoid bone of Nestor meridionalis and Nanodes discolor.* Proc. Zool. Soc., London: 236-240.

MUDGE, G. P. 1901. *On the myology of the tongue of parrots with a classification of the order.* Trans. Zool. Soc., London 16: 211-278 (1903).

RENSCH, B. 1948. *Organproportionen und Körpergrösse bei Vögeln und Säugetieren.* Zool. Jahrb. Allg. Zool. 61: 337-412.

SALVADORI, T. 1891. *Catalogue of the Psittaci, or parrots, in the collection of the British Museum.* Vol. 20, London.

STEINBACHER, G. 1934. *Zur Kenntnis des Magens blütenbesuchender Papageien.* Orn. Monatsber. 42: 80-83.

— 1951. *Die Zungenborsten der Loris.* Zool. Anz. 146: 57-65.

THOMPSON, D. A. W. 1899. *On characteristic points in the cranial osteology of the parrots.* Proc. Zool. Soc., London: 9-46.

VERHEYEN, R. 1956. *Analyse du potentiel morphologique et projet d'une nouvelle classification des Psittaciformes.* Bull. Inst. Sci. Nat. Belg. 32: 1-54.

ZISWILER, V. 1967. *Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel zur Abklärung ihrer systematischen Stellung.* Zool. Jahrb. Syst. 94: 427-520.

Nº 39. **H. Hecker** und **S. Bleiker.** — Feinstruktur und Funktion des ventralen Darmdivertikels bei *Aedes aegypti* — Weibchen (Insecta, Diptera)[1]. (Mit 4 Figuren)

Schweizerisches Tropeninstitut, Basel

EINLEITUNG

Die blutsaugenden *Aedes aegypti* — Weibchen nehmen als zusätzliche Nahrung zuckerhaltige Flüssigkeiten auf. Diese gelangen sowohl in 2 kleine, dorsale als auch in einen grossen, ventralen Vorderdarmdivertikel (Kropf), um portionenweise an den Mitteldarm zur Verdauung abgegeben zu werden (NUTTALL und SHIPLEY 1903, DAY 1954, CHRISTOPHERS 1960, CLEMENTS 1963). Die Divertikel bestehen aus einem dünnen, elastischen Epithel, umgeben von einem Muskelnetz. Eine Cuticula (Intima) kleidet ihr Inneres aus, verleiht ihnen hohe Impermeabilität und schützt sie vor Wasserverlust (NUTTALL und SHIPLEY 1903, Lit. cit. CHRISTOPHERS 1960 und CLEMENTS 1963).

Mit Hilfe der Elektronenmikroskopie soll abgeklärt werden, ob sich die Cytologie dieser Organe mit der ihnen zugeschriebenen Funktion eines weitgehend impermeablen Reservoirs deckt.

MATERIAL UND TECHNIK

Der verwendete *Ae. aegypti* — Stamm wurde 1970 von Dr. H. Briegel in Segemaganga, Ostafrika, isoliert und ans Schweiz. Tropeninstitut gebracht. Der ventrale Vorderdarmdivertikel (Kropf) ausdifferenzierter Weibchen wurde in insektenphysiologischer Kochsalzlösung (0,65 %) herausseziert. Durch Abschneiden des caudalsten Kropfabschnitts erreichte man, dass durch die darauf erfolgende Muskelkontraktion die eingeschlossene Luft ausgestossen wurde. Dies war für die weitere elektronenmikroskopische Präparation (HECKER et al. 1971) von grosser Bedeutung, indem nur luftfreie Divertikel vom Einbettmedium richtig durchdrungen werden und sich einwandfrei schneiden lassen.

[1] Diese Arbeit wurde teilweise vom Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung unterstützt.

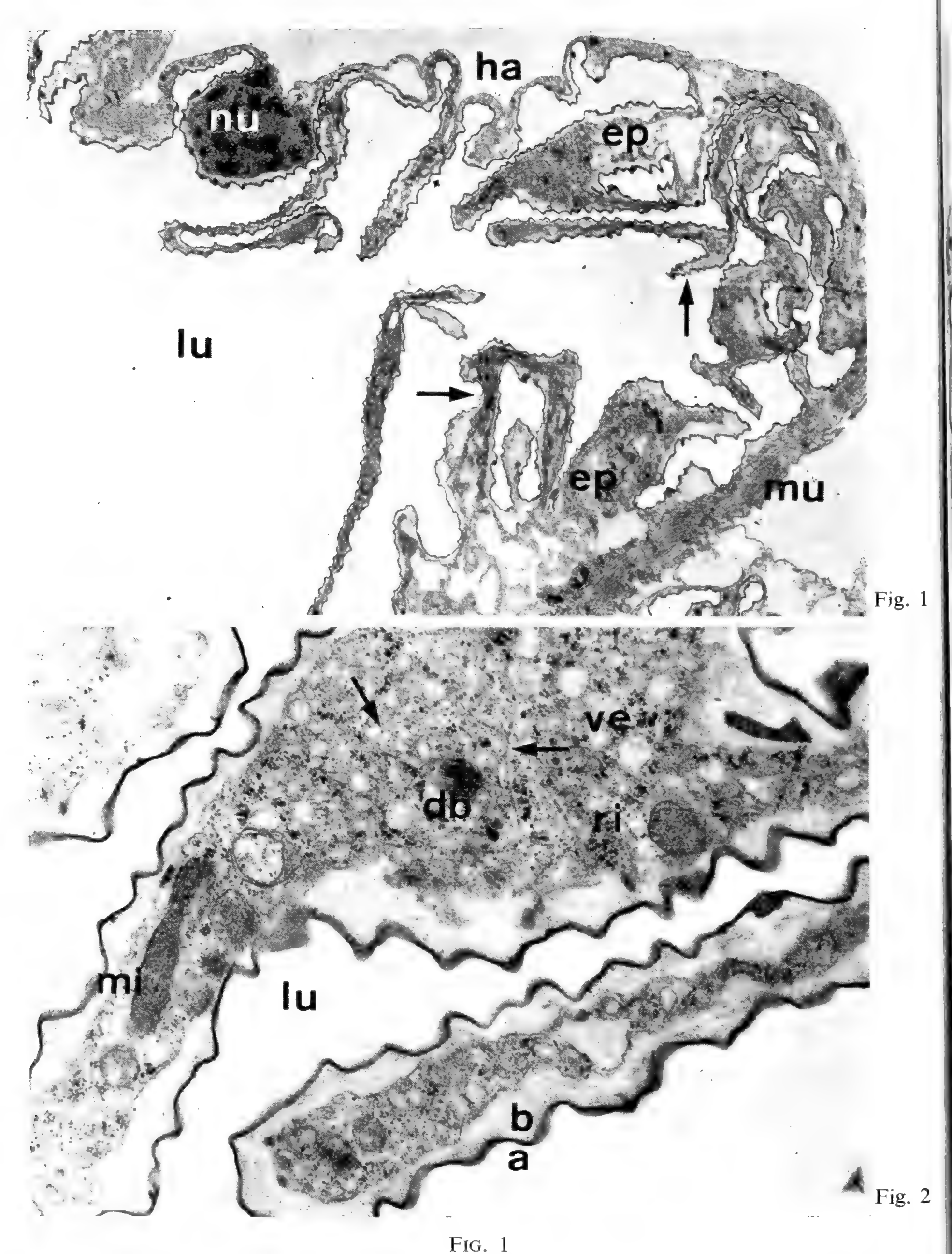


FIG. 1

Aedes aegypti — Weibchen; Ausschnitt des ventralen Vorderdarmdivertikels: Lumen (lu), Haemocoel (ha), Epithel (ep), Kern (nu), Cuticula (→), Muskelzelle (mu). 3.500 ×.

FIG. 2

Cytoplasmaverdickung einer Epithelzelle mit Mitochondrien (mi), freien Ribosomen (ri), Vesikeln (ve), elektronendichten Einschlüssen (db), Microtubuli (→), Cuticula aus Epicuticula (a) und Endocuticula (b), Lumen (lu). 24.000 ×.

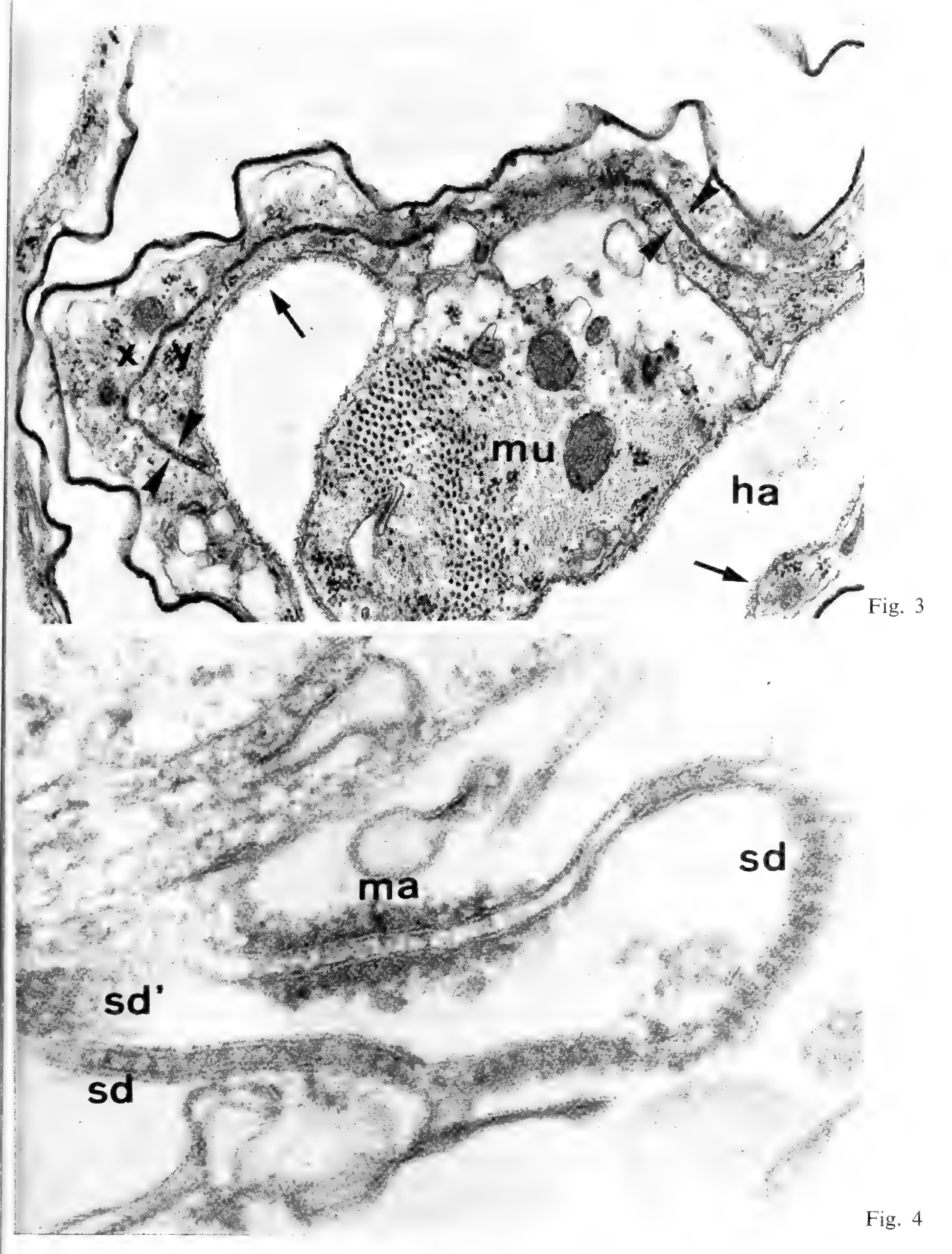


FIG. 3

Überlappung von zwei benachbarten Zellen (x, y); Membranen parallel zum Epithel (▶), Basallamina (⟶), Muskelzelle (mu), Haemocoel (ha). 25.000 ×.

FIG. 4

Spezielle Zellverbindungen zwischen benachbarten Membranen: Macula adhaerens (ma), „septate desmosomes" (sd), sd[1] = Flachschnitt durch sd. 130.000 ×.

Resultate

Die Wand des ventralen Divertikels ist im leeren Zustand stark gefaltet, bildet teils Septen gegen das Lumen und besteht aus einem sehr feinen Epithel, welches stellenweise, meist im Gebiet der Kerne, verdickt ist (Fig. 1). Lumenwärts erkennt man eine Cuticula, die aus Epicuticula und Endocuticula besteht (Fig. 1 und 2). Gegen das Haemocoel hin wird das Epithel von einer dünnen Basallamina begrenzt und von Muskelfasern begleitet (Fig. 1 und 3). Das Cytoplasma enthält neben dem heterochromatischen Kern wenige Mitochondrien, ein unbedeutendes rauhes endoplasmatisches Retikulum, einige Vesikel, freie Ribosomen, hie und da elektronendichte, heterogene Einschlüsse und viele Microtubuli (Fig. 2).

Benachbarte Zellen bilden an ihren Kontaktstellen oft Überlappungen. Dabei verlaufen ihre Membranen und der Interzellulärspalt mehr oder weniger parallel zum Epithel (Fig. 3). An speziellen Zellverbindungen findet man „septate desmosomes" und Maculae adhaerentes (Fig. 4).

Diskussion

Die hohe Impermeabilität des ventralen Vorderdarmdivertikels kann hauptsächlich auf das Vorkommen einer wenig durchlässigen Cuticula zurückgeführt werden. Dabei muss vor allem die elektronendichte Epicuticula von grosser Bedeutung sein. Es konnte bei andern Insekten gezeigt werden, dass sie es ist, die mit ihrem Lipidgehalt den Vorderdarm und den Kropf undurchlässig macht (Treherne 1967, Smith 1968). Auch in weiteren ultrastrukturellen Belangen gleicht der ventrale Divertikel diesen beiden Organen. Es fehlen cytologische Merkmale wie Microvilli, die Beziehung von spezialisierten Oberflächenmembranen zu Mitochondrien (z.B. basales Labyrinth) und weitere Kriterien, die für sezernierende oder resorbierende Zellen typisch sind (Treherne 1967, Lit. cit. Berridge 1970) und wie sie beispielsweise im Mitteldarm von *Ae. aegypti* gefunden werden (Hecker et al. 1971).

Die Ausdifferenzierung von „septate desmosomes" und von Maculae adhaerentes deutet darauf hin, dass zwischen benachbarten Zellen ein enger Kontakt besteht.

Die Feinstruktur des ventralen Vorderdarmdivertikels bestätigt somit die Funktionsinterpretation anderer Autoren, welche ihn als Reservoir von zuckerhaltigen Flüssigkeiten beschrieben und ihm keine Rolle in der Verdauung und Absorption zuordnen (Day 1954, Christophers 1960, Wigglesworth 1961, Clements 1963, Treherne 1967, Berridge 1970).

LITERATUR

BERRIDGE, M. J. 1970. *A structural analysis of intestinal absorption.* In: A. C. Neville. Insect ultrastructure. Blackwell scientific publications, Oxford and Edinburgh.

CHRISTOPHERS, S. R. 1960. *Aedes aegypti (L.) the yellow fever mosquito.* Cambridge at the university press.

CLEMENTS, A. N. 1963. *The physiology of mosquitoes.* Pergamon Press, Oxford, London, New York, Paris.

DAY, M. F. 1954. *The mechanism of food distribution to midgut or diverticula in the mosquito.* Aust. J. Biol. Sci. 7: 515-524.

HECKER, H., T. A. FREYVOGEL, H. BRIEGEL and R. STEIGER. 1971. *Ultrastructural differentiation of the midgut epithelium in female Aedes aegypti (L.) (Insecta, Diptera) imagines.* Acta trop. 28: 80-104.

— T. A. FREYVOGEL, H. BRIEGEL and R. STEIGER. 1971. *The ultrastructure of midgut epithelium in Aedes aegypti (L.) (Insecta, Diptera) males.* Acta trop. 28: 275-290.

NUTTALL, G. H. F. and A. E. SHIPLEY. 1903. *Studies in relation to malaria.* J. Hyg. Camb. 3: 166-215.

SMITH, D. S. 1968. *Insect cells. Their structure and function.* Oliver and Boyd, Edinburgh.

TREHERNE, J. E. 1967. *Gut absorption.* Ann. Rev. Ent. 12: 43-58.

WIGGLESWORTH, V. B. 1965. *The principles of insect physiology.* Methuen, London.

N° 40. **Ernst Hess.** — Contribution à la biologie larvaire de *Mesocestoides corti* Hoeppli, 1925 (Cestoda, Cyclophyllidea). Note préliminaire.

Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.

Travail dédié au professeur Jean G. Baer à l'occasion de son soixante-dixième anniversaire.

INTRODUCTION

Dans ce travail nous présentons les premiers résultats de nos recherches sur la multiplication asexuelle de la larve *Tetrathyridium* de *Mesocestoides corti* Hoeppli, 1925. Nous remercions M. le professeur J. Eckert, Institut für Parasitologie der Universität Zürich, qui nous a fourni la souche de départ.

Specht et Voge (1965) et Eckert et al. (1969) ont décrit la multiplication asexuelle de *Tetrathyridia* de *Mesocestoides corti*. Nous avons repris ce sujet et nous arrivons à des résultats différents de ceux de Specht et Voge.

Hart (1967, 1968) a étudié la régénération et le système nerveux des *Tetrathyridia*.

Nous avons récemment décrit la transmission maternelle de *Tetrathyridia* chez la Souris blanche (Hess, 1972). Des nouvelles expériences nous ont montré que la transmission para-utérine peut être exclue. Par conséquent la transmission par le lait est le seul mode d'infestation des nouveaux-nés.

Matériel et Méthode

10 femelles de Souris blanches NMRI sont infestées avec 10 larves *Tetrathyridia*. Ces larves possèdent 4 ventouses de taille égale et sont dépourvues de moignons latéraux. La longueur des larves varie de 1,5 à 2 mm. Les dissections sont faites après 1, 3, 7, 8, 9, 11, 15, 24, 88 et 120 jours. Les larves sont fixées au formol chaud et colorées au carmin chlorhydrique. Les coupes histologiques sont traitées à l'hématoxyline-éosine.

La même expérience est faite avec des Souris CBA et avec des Hamsters.

Résultats

Les larves-souches (Fig. 1, LS) commencent immédiatement une division médiane antéro-postérieure de telle sorte qu'après une journée toutes les larves possèdent deux scolex, chacun étant pourvu du côté distal de deux ventouses (une dorsale et une ventrale). Dans la partie proximale une deuxième paire de ventouses régénère. La zone de régénération se colore vivement au carmin. Le tégument des côtés internes est encore mince. La scission se poursuit jusqu'à la moitié postérieure de la larve-souche et une première larve-mère (Fig. 1, LM) se sépare. L'endroit de la séparation est reconnaissable au parenchyme s'échappant au niveau de la séparation. Quelque temps après, la deuxième larve-mère se sépare de la partie postérieure (PP); celle-ci dégénère. Les deux larves-mères sont identiques: chacune est pourvue d'une paire de ventouses originelles et d'une paire de ventouses en formation. La zone de régénération se colore intensément, possède encore un tégument mince, son système excréteur et la vessie terminale se constituent. Chacune de ces larves-mères commence une scission antéro-postérieure; cette division est asymétrique et a pour résultat la formation d'une petite larve ne possédant que deux ventouses qui régénèrent. De plus elle est caractérisée par son tégument mince. Le système excréteur se constitue, une

'essie terminale est normalement absente à ce stade. Cette jeune larve-souche JLS) régénère à la suite une deuxième paire de ventouses. Finalement elle possèdera 4 ventouses de même taille et après une période de croissance, elle

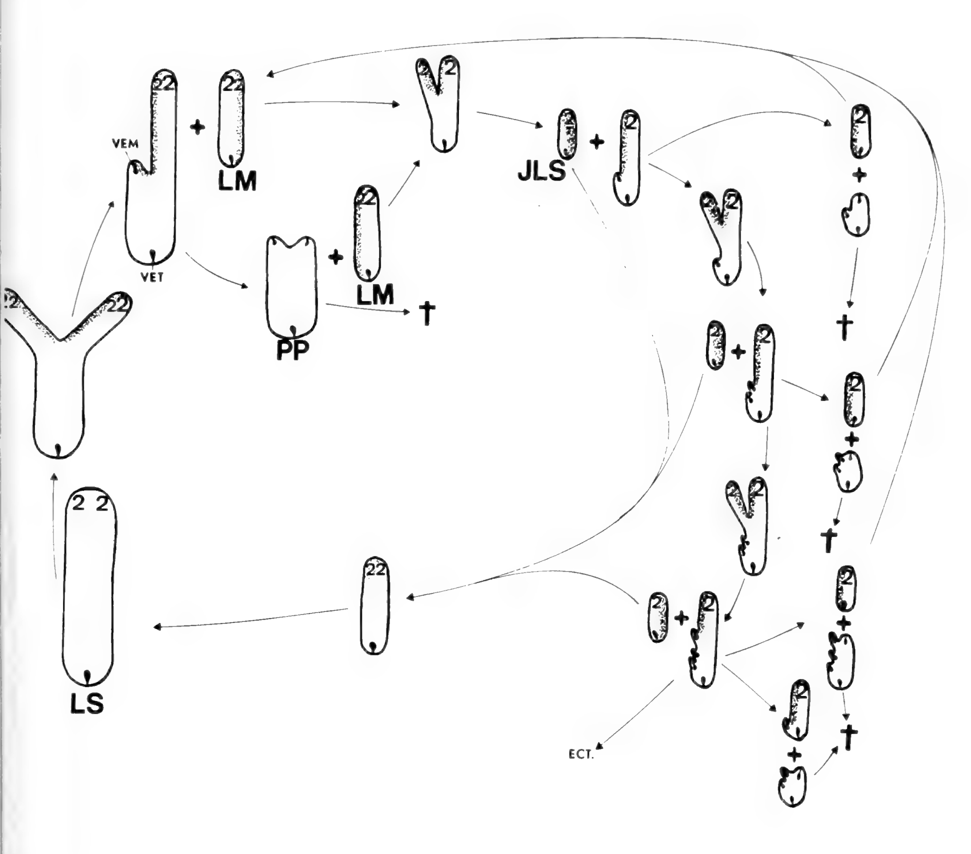


Fig. 1.

Schéma de la multiplication asexuelle du *Tetrathyridium* de *Mesocestoides corti* Hoeppli, 1925. 2: Nombre de ventouses développées. 2: nombre de ventouses en régénération. JLS: jeune arve-souche. LM: larve-mère. LS: larve-souche. PP: partie postérieure éliminée. VEM: vésicule excrétrice du moignon. VET: vésicule excrétrice terminale. En pointillé: zone de régénération.

sera identique aux larves-souches qui ont servi à l'infestation. Cette phase de multiplication dure environ 10 jours.

La larve-mère qui s'est ainsi divisée une fois (Fig. 2), possède à l'endroit de la séparation un moignon à l'extrémité duquel se trouve une vessie excrétrice. Elle possède toujours la paire de ventouses originelles et une deuxième paire en formation. La zone de régénération est de nouveau marquée par sa coloration et son tégument mince.

Ensuite, cette larve-mère se divise de nouveau de la même manière. La jeune larve-souche se détache en avant du premier moignon; il s'en forme par conséquent un deuxième. Cette production de jeunes larves-souches continue toujours selon ce même schéma.

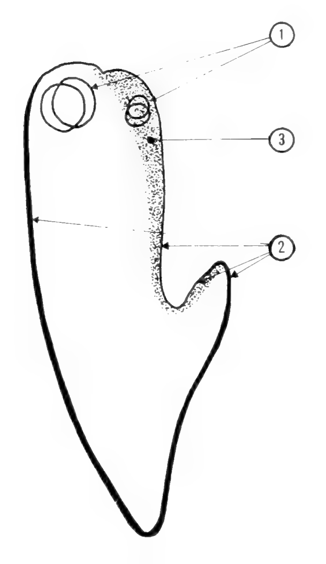


Fig. 2.

Mesocestoides corti Hoeppli, 1925: *Tetrathyridium*. Schéma de la larve-mère et caractères d'identification.

1. La taille des deux paires de ventouses.
2. L'épaisseur du tégument des flancs opposés.
3. Zone de régénération.

Autres explication dans le texte.

Au cours de cette phase de multiplication, la larve-mère se débarasse de son extrémité postérieure par fission transversale; ce phénomène se produit apparemment lorsque trois à quatre jeunes larve-souches se sont détachées. L'endroit de cette fission n'est pas absolument constant, de sorte que le moignon antérieur peut subsister. Cette larve-mère poursuivra sa division tandis que la partie postérieure dégénérera.

Les larves se développent de la même manière chez la Souris NMRI et chez la Souris CBA. Chez le Hamster, l'évolution larvaire semble être plus lente.

Discussion

D'après nos observations, le seul mode de multiplication asexuelle est la scissiparité. Nous n'avons jamais observé le bourgeonnement décrit par Specht et Voge (1965). Nous pensons que ces auteurs ont interprété la présence de moignons comme un phénomène de bourgeonnement.

Les vésicules excrétrices se forment par élargissement des canaux excréteurs. Elles apparaissent aux endroits de séparation, aussi bien dans les moignons, à l'extrémité postérieure des larves qui viennent de se détacher que dans les tronçons postérieurs éliminés. On observe parfois plusieurs vessies côte à côte.

Hart (1967) constate dans les moignons une accumulation de cholinesterase. Il considère donc ces moignons comme des bourgeons en train de former un nouveau cerveau. Cet argument nous paraît insuffisant d'autant plus que le même auteur décrit un complexe nerveux terminal à proximité de la vessie excrétrice qui se manifeste également par une accumulation de cholinesterase. De plus, la présence d'une vessie à l'emplacement des futures ventouses est peu probable.

Les larves dépourvues de ventouses ne sont pas des bourgeons détachés mais des parties postérieures éliminées portant souvent des moignons. Comme les expériences de Hart (1968) et les nôtres le montrent, ces parties sont incapables

de régénérer un scolex. Leur petit nombre est dû au fait qu'elles ne survivent que peu de temps.

D'après HART (1967) le cerveau du *Tetrathyridium* est composé de 4 paires de ganglions dont chacune innerve une ventouse et, latéralement, entre celles-ci, de deux ganglions qui sont reliés entre eux par des commissures.

Nous admettons que l'état de développement des ganglions peut être déduit de celui des ventouses et que les ganglions latéraux jouent un rôle primordial dans le déclenchement de la division. Cela nous amène à établir l'hypothèse suivante:

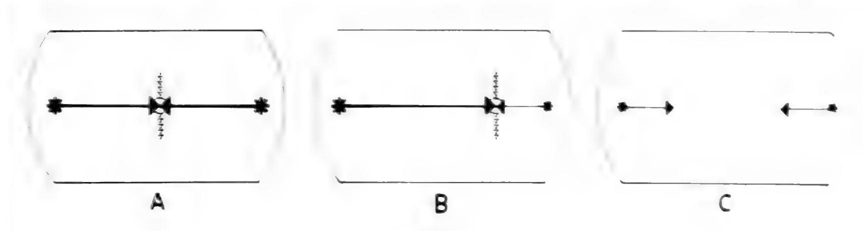


FIG. 3.

Mesocestoides corti Hoeppli, 1925: *Tetrathyridium*.

Représentation schématique de l'influence des ganglions latéraux sur la division antéro-postérieure; scolex vu en coupe transversale.

A: dans une larve-souche symétrique. B: dans une larve-mère. C: dans une jeune larve-souche. *: ganglion latéral développé; *: ganglion latéral en régénération; ⟶ : tendance de division d'un ganglion latéral développé; → : tendance de division d'un ganglion latéral en régénération; ⁓ : plan de scission.

Les deux ganglions latéraux sont le centre d'une tendance de division. Cette tendance se manifeste déjà faiblement lorsque le ganglion est encore en régénération. Dans une larve-souche à ganglions également développés, une scission médiane symétrique est due à l'égalité des tendances (Fig. 3, A). Chaque larve-mère formée régénère la partie du cerveau qui lui manque. Le ganglion en développement commence à un moment donné à manifester son influence sur la division. Comme il n'est pas encore complet, son action est plus faible que celle du ganglion latéral originel. Au moment où la somme des deux tendances dépasse une valeur minimale, il se fait une scission antéro-postérieure, paramédiane, puisque les deux forces ne sont pas équivalentes. Le plan de division est donc décalé du côté en régénération (Fig. 3, B). Après la séparation latérale d'une jeune larve-souche, la larve-mère régénérera la portion perdue et le processus recommencera. Notre hypothèse s'accorde parfaitement avec le fait que les moignons se trouvent toujours du même côté de la larve-mère.

Les jeunes larves-souches, produites par les larves-mères, dont les deux parties du cerveau ne sont pas complètement formées, se développent symétriquement; elles ne se divisent pas parce que la somme des tendances n'atteint pas encore la valeur minimale (Fig. 3, C). Les 4 ventouses sont de la même taille. Le système excréteur est composé des 4 canaux principaux et de la vessie termi-

nale. Cette larve-souche va subir, au moment où les deux ganglions ont fini leur développement, une division symétrique et le cycle recommence.

Nous nous proposons dans nos recherches futures de vérifier expérimentalement la valeur de cette hypothèse et de déterminer la nature de cette tendance à la division.

La fission transversale des larves n'est pas une multiplication puisque la partie postérieure de la larve est incapable de régénérer un scolex; elle ne sert qu'à l'élimination d'une partie devenue apparemment inutile. Une élimination de la partie postérieure a déjà été décrite par JOYEUX et BAER en 1933 et 1934. Ces auteurs l'observaient cependant chez *Lacerta muralis* Laur. et chez le Chat à un autre stade du cycle évolutif, lorsque la larve traversait l'intestin avant son réencapsulement.

RÉSUMÉ

1. Le *Tetrathyridium* de *Mesocestoides corti* Hoeppli, 1925 se multiplie asexuellement par scissiparité. Il n'y a pas de bourgeonnement.

2. L'auteur reconnaît 3 phases de la multiplication asexuelle:

a) Formation de deux larves-mères identiques à partir d'une larve-souche symétrique par scission antéro-postérieure médiane et élimination de la partie postérieure. Chaque larve-mère possède deux ventouses originelles.

b) Production de jeunes larves-souches par scission paramédiane de la larve-mère et à plusieurs reprises, élimination de l'extrémité postérieure par fission transversale.

c) Développement de la jeune larve-souche en larve-souche symétrique.

3. L'auteur formule une hypothèse qui fait des ganglions latéraux du scolex les responsables de la division.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Larve *Tetrathyridium* von *Mesocestoides corti* Hoeppli, 1925 vermehrt sich ungeschlechtlich durch Längsteilung. Eine Sprossung existiert nicht.

2. Der A. unterscheidet drei Phasen der ungeschlechtlichen Vermehrung:

a) Die symmetrische Stammlarve bildet zwei gleichwertige Mutterlarven durch mediane Längsteilung und Abspaltung des hinteren Teils. Jede Mutterlarve besitzt ein Paar der ursprünglichen Saugnäpfe.

b) Die Mutterlarve bildet junge Stammlarven durch paramediane Längsteilung. Von Zeit zu Zeit wird das Hinterende durch Querteilung abgeschnürt und geht zu Grunde.

c) Die jungen Stammlarven entwickeln sich zu symmetrischen Stammlarven.

3. Der A. formuliert eine Hypothese, nach welcher die lateralen Scolexganglien für die Teilung verantwortlich wären.

Summary

1. The *Tetrathyridia* of *Mesocestoides corti* Hoeppli, 1925 multiply asexually by fissiparity. There is no budding.

2. A. distinguishes 3 phases of asexual multiplication:

a) The symmetrical founder larva gives rise by partial antero-posterior fission to two identical mother larvae, the original posterior part being shed and eliminated. Both mother larvae possess two original suckers.

b) Production of young founder larvae by paramedian fission of mother larvae and elimination of the hind part.

c) Development of the young founder larva into symmetrical founder larvae.

3. A. proposes the hypothesis that the lateral ganglions of the scolex are responsible for fission.

BIBLIOGRAPHIE

Eckert, J. et al. 1969. *Asexual multiplication of Mesocestoides corti (Cestoda) in the intestine of dogs and skunks.* J. Parasit. 55: 241-249.

Hart, J. L. 1967. *Studies on the nervous system of Tetrathyridia (Cestoda: Mesocestoides).* J. Parasit. 53: 1032-1039.

— 1968. *Regeneration of Tetrathyridia of Mesocestoides (Cestoda: Cyclophyllidea) in vivo and in vitro.* J. Parasit. 54: 950-956.

Hess, E. 1972. *Transmission maternelle de Tetrathyridia (Mesocestoides, Cyclophyllidea) chez la Souris blanche.* C. R. Acad. Sc. Paris 274: 596-599.

Hoeppli, R. C. J. 1925. *Mesocestoides corti, a new species of Cestode from the mouse.* J. Parasit. 12: 91-96.

Joyeux, Ch. et J. G. Baer. 1933. *Le réencapsulement de quelques larves de Cestodes.* C. R. Acad. Sc. Paris 197: 493-496.

— et J. G. Baer. 1934. *Les hôtes d'attente dans le cycle évolutif des Helminthes.* Biol. Méd. 24: 1-25.

Specht, D. and M. Voge. 1965. *Asexual multiplication of Mesocestoides Tetrathyridia in laboratory animals.* J. Parasit. 51: 268-272.

N° 41. D. G. Homberger und V. Ziswiler. — Funktionell-morphologische Untersuchungen am Schnabel von Papageien.

(Mit 4 Textabbildungen)

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich.

Einleitung

Der stark gekrümmte Schnabel der Papageien mit seinem charakteristischen Oberschnabelgelenk ist nicht nur das unverkennbarste diagnostische Merkmal der ganzen Ordnung, sondern er zeichnet sich auch aus durch vielseitige Verwendbarkeit in zahlreichen Funktionskreisen, so der Nahrungsaufnahme, der Nahrungsbearbeitung, der Lokomotion, des Komfort- und des Sozialverhaltens (vergl. Güntert und Ziswiler, 1972; Homberger und Ziswiler in Vorb., Ulrich und Ziswiler, 1972).

Innerhalb dieser mannigfachen Funktionen seien hier besonders die Bewegungsabläufe des Schnabelwetzens und die mit dieser Funktion oft in Zusammenhang gebrachte Struktur des hörnernen Gaumens herausgegriffen.

Material und Methoden

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen wurden 17 Spezies aus 7 Tribus (n.v. Boetticher, 1959) lebend beobachtet. Die Gaumenuntersuchungen an totem Material umfassten Schliffserien und Aufsichtbilder, hergestellt am Raster-Elektronenmikroskop (EM-Zentrum der Universität Zürich). Das Beobachtungsmaterial wurde uns grosszügigerweise von Herrn Dr. R. Burkard, Zürich, zur Verfügung gestellt, dem wir an dieser Stelle herzlich danken.

Morphologie des hörnernen Gaumens

Der hörnerne Gaumen der meisten Papageien, also die nach dem Schnabelinnern gerichtete Seite der Oberschnabelrhamphotheke, ist charakterisiert durch eine Reihe hintereinanderliegender Querleisten im Bereich der Schnabelspitze, den sog. Feilkerben. Ungefähr am hinteren Ende des vordersten Schnabeldrittels, dort, wo bei manchen Papageien der Oberschnabelrand einen sog. Zahn bildet, verläuft quer durch den Schnabel eine deutlich hervortretende Querleiste (Abb. 1).

Nach unseren Beobachtungen (GÜNTERT und ZISWILER, 1972) treten diese Feilkerben bei allen bekannten Tribus von Papageien auf, wenn sie auch bei

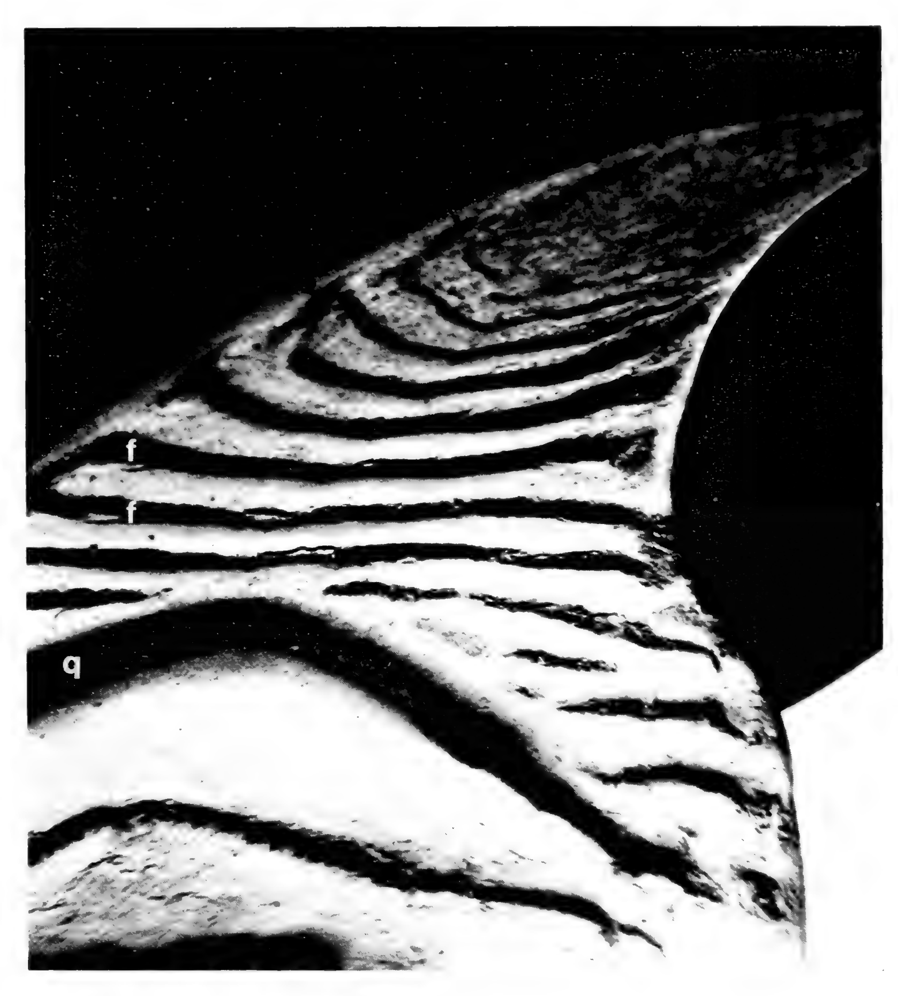


ABB. 1.

Agapornis personata. Aufsicht auf die Innenseite der Oberschnabelrhamphotheke. q: Querleiste, f: Feilkerben. REM-Aufnahme, Vergrösserung 30 fach.

vereinzelten Spezies fehlen können. Innerhalb der einzelnen Genera oder Tribus lassen sich ab und zu Reihen mit zunehmender Reduktion der Feilkerben feststellen, die z.B. mit zunehmender Spezialisation auf Früchte und Nektar einhergeht. Die am deutlichsten ausgeprägten Feilkerben finden sich bei extremen Körnerfressern.

Unsere Untersuchungen zeigten eindeutig, dass die Feilkerben bei Papageien ursprünglich allgemein verbreitet gewesen sein müssen und dass das Fehlen dieser Strukturen bei einzelnen Formen eine Reduktion darstellt. Entsprechend ist ihre Bedeutung für die Taxonomie entgegen den Postulaten von SALVADORI 1891, REICHENOW 1913, BOETTICHER 1959 gering.

SCHNABELFUNKTIONEN

Die Funktion der Feilkerben war bis heute umstritten. Einige Autoren vermuteten in ihnen eine Struktur zum Schärfen der Unterschnabelschneide, andere haben die Bedeutung dieser Feilkerben in Zusammenhang mit dem Samenöffnen hervorgehoben (FINSCH 1867, MOLLER 1932, BOETTICHER 1959) und sie als Festhaltestruktur für die zu öffnenden Körner gedeutet.

In Zusammenhang mit dem Funktionskreis der Nahrungsbearbeitung haben wir drei Funktionen besonders untersucht, das Schnabelsäubern, das Schnabelwetzen und das Samenöffnen.

Schnabelsäubern. Papageien säubern ihren Schnabel von klebenden Futterresten, indem sie ihn seitlich auf den Sitzstangen hin- und herreiben oder mit dem Fuss die Reste wegkratzen.

Trichoglossini und *Nestor* können ihren Schnabel noch auf eine andere Weise säubern. Sie strecken die lange, bewegliche Zunge seitwärts aus dem Schnabel heraus und fahren mit der Zungenspitze von der Schnabelspitze bis zum Mundwinkel den Schnabelkanten entlang. Die Zungenspitze kann dabei auch die unteren Regionen der Oberschnabelseitenwand erreichen, jedoch nicht die Aussenseiten des Unterschnabels. Die Zunge bewegt sich oft mit grosser Geschwindigkeit abwechselnd von einer Seite zur anderen. Dieses für *Nestor* und die *Trichoglossini* typische Schnabelsäubern erinnert an das Schnauzenlecken der Hunde. Die sehr lange, schmale Zunge dieser beiden Typen der Psittaci ist zu seitlichen Exkursionen besser befähigt als die kurze Klöppelzunge der übrigen Papageien.

Samenöffnen. Die meisten Papageien ernähren sich, besonders in Gefangenschaft, vorwiegend von Samen. Aber auch für die spezialisierten Frucht- und Nektarfresser bildet Samenfutter einen mehr oder weniger wichtigen Teil der Diät (HOMBERGER und ZISWILER, in Vorb.). Von allen Papageien werden die Samen vor dem Verschlucken geschält.

Zu diesem Zweck wird der Samen zwischen Unterschnabelschneide und Feilkerben des Oberschnabels eingeklemmt. Ein Abgleiten des Samens nach hinten wird durch die Querleiste und die Zunge verhindert. Nun dreht die Zunge den Samen solange, bis eine Naht, Rille oder Kante auf die quer liegende Unterschnabelschneide zu liegen kommt. Durch einen kräftigen Biss spaltet die Unter-

schnabelschneide die Samenschale und schiebt sich zwischen apikal liegender Schalenhälfte und Kern bis zur gegenüberliegenden Seite des Samens ein. Die Zungenspitze dreht die schlundwärts gerichtete Schalenhälfte nach oben und nimmt den Kern heraus. Die leere Schale wird mit einer Abwärtsbewegung des Unterschnabels den Feilkerben entlang nach unten geschoben. Sie fällt immer an der Schnabelspitze heraus und wird nie seitlich aus dem Schnabel ausgeworfen.

Während des Öffnens und Schälens wird auf den Samen vom Unterschnabel starken Druck ausgeübt. Der Oberschnabel wirkt dabei als Widerlager. Seine durch die Feilkerben aufgerauhte Oberfläche verhindert ein Abgleiten des Samens.

Dass Papageien mit Hilfe der Feilkerben hartschalige Samen aufraspeln, wie MOLLER (1932) dies von Ara macao beschreibt, scheint uns sehr fraglich. Wahrscheinlich wurden die drehenden Bewegungen, mit welchen das Korn in Öffnungsposition gebracht wird, als Aufraspeln interpretiert.

Schnabelwetzen. Klar von den Schnabelputzbewegungen unterscheidet sich das Schnabelwetzen. Es wird bei allen Papageien ausser den *Trichoglossini* und *Loriculini* gleichartig vorgetragen (Tab. 1).

TABELLE 1

Schnabelwetzen

Beobachtete Art	Seitliche Bewegungen des Unterschnabels ausgeprägt	schwach oder fehlend
Nestor notabilis	+	
Kakatoe sanguinea	+	
Kakatoe tenuirostris	+	
Trichoglossus johnstoniae		+
Charmosina palmarum		+
Melopsittacus undulatus	+	
Polytelis anthopeptus	+	
Lorius roratus	+	
Agapornis roseicollis	+	
Agapornis personata	+	
Pionus menstruus	+	
Amazona aestiva	+	
Amazona ochrocephala	+	
Amazona farinosa	+	
Forpus cyanopygius	+	
Ara ararauna	+	
Anodorhinchus hyacinthinus	+	

Während des Schnabelwetzens nimmt der Papagei eine charakteristische Stellung ein (Abb. 2). Er sitzt mit leicht gesträubtem Gefieder auf einem Ast und hält die Augen halb geschlossen oder blinzelt langsam.

Der Unterschnabel wird soweit gesenkt und vorgeschoben, dass seine Schneide die Oberschnabelspitze berührt. Dort angelangt wird er sehr schnell hin- und

Abb. 2.

Ara ararauna in typischer Schnabelwetz-Stellung.

herbewegt und allmählich nach oben und nach hinten gehoben, bis seine Schneide an der Querleiste des Oberschnabels anschlägt. Während dieses Vorganges wird die Schneide stets an der Wölbung des Oberschnabels, bzw. den darin vorkommenden Feilkerben gerieben. Beim Heben des Unterschnabels ertönt ein charakteristisches Knirschen. Dieser Bewegungsablauf kann sich beliebige Male wiederholen.

Bei Papageien mit stark hervortretender Querleiste und gut entwickeltem „Zahn“ wird nach dem Schliessen des Schnabels der Oberschnabel im Oberschnabelgelenk aufwärtsgehoben, so dass die rostrale Seite der Querleiste bis zum First an der Unterschnabelschneide abstreicht. Gleichzeitig reibt die apikale Seitenkante des Zahns an der Kante des Unterschnabels. Nach kurzem Stillstand wird der Oberschnabel wieder gesenkt, und der ganze Prozess kann sich wiederholen.

Bei diesem Schnabelwetzen bewegt sich die Zunge synchron mit dem Unterschnabel. Kurz vor der Aufbewegung des Unterschnabels wird die Zungenspitze gegen die Oberschnabelspitze gepresst. Bei der Aufwärtsbewegung gleitet die Zungenspitze den Feilkerben entlang.

Bei *Agapornis* und *Nestor* konnten wir ab und zu vor dem Senken des Unterschnabels ein kurzes Hochstossen mit dem Kopf beobachten, das entfernt an das Aufwürgen von Nahrung erinnert. Wir konnten jedoch während des Schnabelwetzens nie Futter im Schnabel feststellen.

Bei den *Trichoglossini* und *Loriculini* konnte das Schnabelwetzen nur vereinzelt und nicht bei allen untersuchten Formen festgestellt werden. Die Verhaltensweise scheint bei diesen Gruppen stark reduziert zu sein, im besonderen konnten wir nie die Hin- und Herbewegung des gesenkten Unterschnabels beobachten.

Das Schnabelwetzen wird vor allem nach dem Fressen praktiziert. Die Dauer des Schnabelwetzens ist positiv mit der vorangegangenen Fressdauer korreliert. Sie dauert länger, wenn die Nahrung aus Körnern bestand, als wenn Weichfutter aufgenommen wurde.

Schnabelwetzen lässt sich leicht induzieren, indem man die Vögel einige Stunden hungern oder dursten lässt. Nachdem der Papagei gefressen oder getrunken hat, fängt er unverzüglich mit dem Schnabelwetzen an.

Hemmend auf das Schnabelwetzen wirken äussere Störungen. Ein Papagei praktiziert diese Verhaltensweise stets nur in ruhiger, ausgeglichener Stimmung und unterbricht sie sofort bei der geringsten Störung. Ängstliche oder schlecht eingewöhnte Vögel konnten wir nie bei dieser Tätigkeit beobachten.

Eng verpaarte Partner pflegen oft synchron den Schnabel zu wetzen. Bei sozial lebenden Arten wird das Schnabelwetzen oft sogar gruppenweise betrieben, wobei bestimmte Tageszeiten bevorzugt werden.

Die ausführlichste Beschreibung des Schnabelwetzens findet sich bei WAGLER (1832). FINSCH (1867). DILGER (1960) und BUCKLEY (1968) deuten es als Schärfen des Unterschnabels.

BUCKLEY (1968) beobachtete bei *Loriculus* ebenfalls das erwähnte Kopfhochstossen während des Schnabelwetzens. Da die beobachteten Tiere dabei Futter im Schnabel hatten, interpretierte sie dieses Verhalten als Wiederkaubewegung. Auf Grund unserer eigenen Beobachtungen an *Loriculus* scheint uns aber dieses scheinbare Wiederkauen eher ein Werbefüttern im Leerlauf zu sein.

Feilkerben und Schnabelwetzen

Die funktionnelle Bedeutung der Feilkerben wurde bisher stets mit der einen oder der anderen der folgender Funktionen interpretiert: Schärfen der Unterschnabelschneide beim Schnabelwetzen oder Festhalten der Samen während des Öffnungsvorganges.

Beobachtungen an einem Exemplar von *Layardiella tabuensis* mit stark deformierter Rhamphotheke zeigten uns aber, dass die funktionelle Deutung der Feilkerben in einem komplexeren Zusammenhang gesehen werden muss.

Beim erwähnten Exemplar von *Layardiella* umfing der Unterschnabel den Oberschnabel von unten her und überragte diesen bis in Stirnhöhe. Der Oberschnabel zeigte an seinem apikalen Ende keine Spitze, sondern endete stumpf mit einer 10 mm breiten und 7 mm dicken Querkante. An der Innenseite des Oberschnabels war keine Spur von Feilkerben oder von einer Querleiste zu sehen. Der Gaumen war somit völlig plan. Bei dieser Schnabelstellung war ein normales Schnabelwetzen unmöglich.

Durch Abschleifen des überflüssigen Hornmaterials am Oberschnabel wurde diesem wieder die normale Form gegeben, wobei die Feilkerben nach dem Abtragen der gaumenwärts gelegenen Hornschichten wieder zum Vorschein traten. Nach dem entsprechenden Kürzen des Unterschnabels waren die Voraussetzungen für einen normalen Schnabelgebrauch wieder gegeben. Der Vogel konnte auch wieder normale Schnabelwetzbewegungen ausführen, und die Deformation stellte sich nicht wieder ein.

Dieser Befund und nachfolgende Beobachtungen an anderen Papageien liessen uns erkennen, dass der Schnabelwetzbewegung eine ausschlaggebende Bedeutung bei der Formgebung des von hinten nach vorne ständig nachwachsenden Schnabels, vor allem im Spitzenbereich, besitzt. Dabei lassen sich deutlich drei miteinander korrelierte Komponenten der Formgebung durch das Schnabelwetzen erkennen:

1. Krümmung der Oberschnabelspitze auf der Gaumenseite.
2. Laterale Verschmälerung des Oberschnabels im Bereich des vordersten Drittels.
3. Abnutzung der Unterschnabelschneide.

Zu 1) Die Bewegungen des Unterschnabels sichern die natürliche Krümmung des Oberschnabels auf der Gaumenseite. Die gegen die Schnabelhöhle gerichtete Oberschnabelrhamphotheke ist aus hintereinander und transversal zum Schnabel liegenden Hornplatten aufgebaut (Abb. 3a, b). Nimmt man das hornbildende Epithel als Bezugsebene, so wachsen alle Hornplatten schräg nach vorne

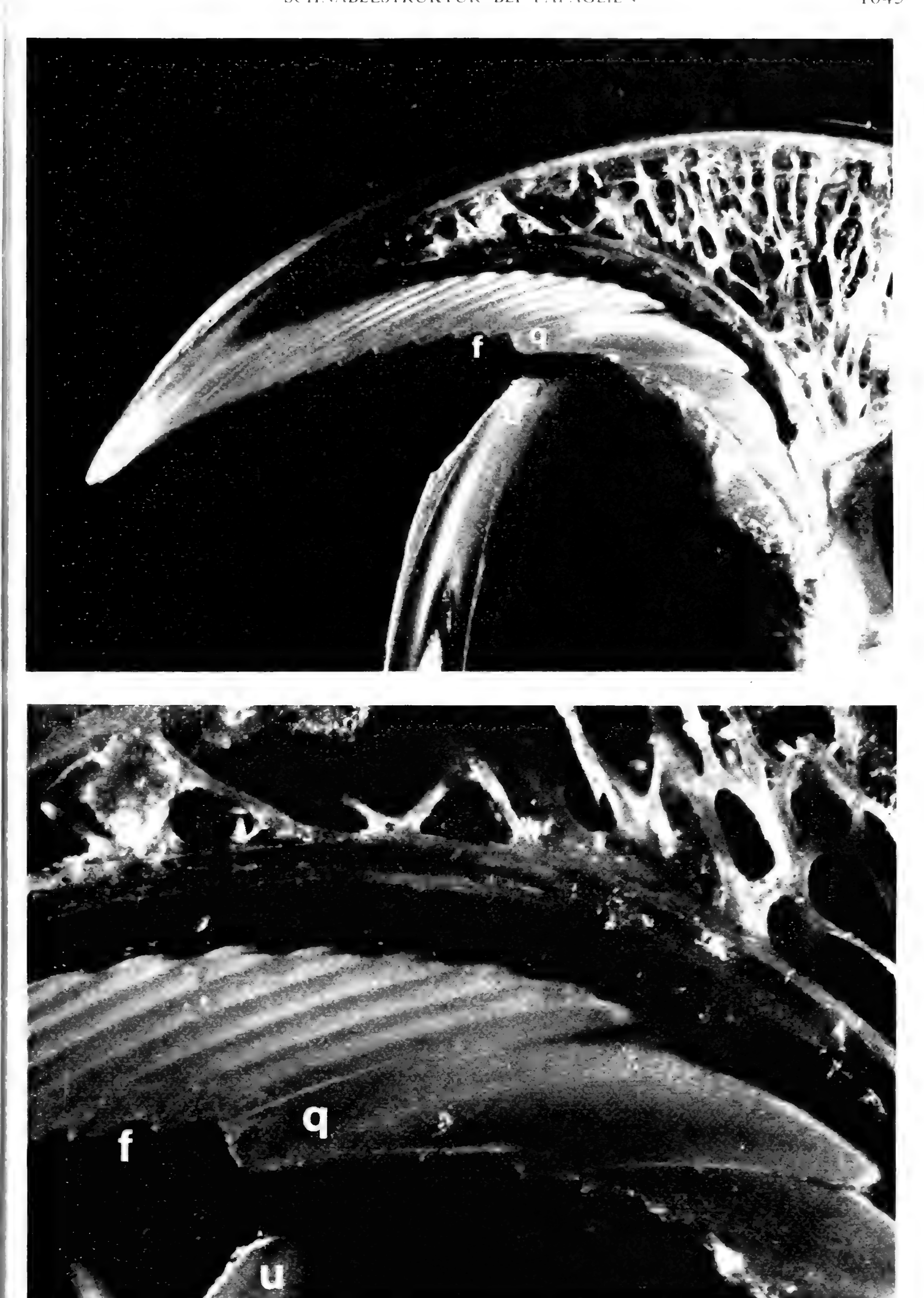


ABB. 3.

Agapornis personata. Medianer Längsschliff durch den Schnabel.
f: Feilkerben, q: Querleiste, u: Unterschnabelschneide.
a) Übersichtsbild, Vergrösserung 12 fach, *b)* Detailaufnahme, Vergrösserung 30 fach.

und unten. Die Krümmung des Oberschnabels bewirkt aber, dass die Richtung der Platten zur Mittelebene des Schnabels von der Schnabelwurzel bis zur Schnabelspitze fortwährend ändert. Die Platten bestehen aus alternierenden Schichten aus dichtem, in Schliffpräparaten weiss erscheinendem und aus weniger dichtem, in Schliffpräparaten gelblich erscheinendem Horn. Zwischen den Schichten innerhalb einer Platte besteht ein gleitender Übergang.

Von der Schnabelspitze bis zur Querleiste sind die Hornplatten relativ dünn, sie nehmen aber von vorn nach hinten an Dicke zu. Gleitet nun die Unterschnabelschneide mit beträchtlichem Druck der Rhamphotheken-Oberfläche entlang, so werden die weichen Schichten abgetragen. Die härteren Schichten widerstehen aber und schützen die darunter liegenden, weicheren Schichten vor der Abtragung. Auf diese Weise entstehen Stufen, die als Feilkerben in Erscheinung treten.

Die Hornplatte, welche die Querleiste trägt, ist besonders mächtig. Das apikale Drittel dieser Platte besteht aus Horn, das nach hinten immer dichter wird. Dadurch entsteht eine bedeutend höhere Stufe, an der die Unterschnabelschneide bei Schnabelschluss anschlägt. Die restlichen zwei Drittel der Platte bestehen aus weichem Horn, ebenso die nach hinten folgenden dicken Hornplatten. Nur die Grenzschichten sind aus etwas dichterem Material. Das weiche Horn zwischen Querleiste und Schleimhautansatz des Rachens wird schon durch normale Beanspruchung abgenützt, z.B. durch die Nahrung in der Schnabelhöhle. Durch die Grenzschichten wird eine Stufenbildung nur angedeutet.

Auf diese Weise entsteht die nach unten ausgezogene Spitze des Papageischnabels.

Zu 2) Neben dem Ausmodellieren der Schnabelwölbung in Längsrichtung wird durch das Schnabelwetzen auch Material im Bereich der Schnabelkanten abgetragen. Durch das Abfeilen dieser lateralen Partien der Oberschnabelkalotte kommt es zu der typischen Verschmälerung des Oberschnabels im vordersten Drittel.

Zu 3) Bei den Wetzbewegungen wird das Hornmaterial der Unterschnabelschneide gegen die aus gleichem Hornmaterial bestehende Gaumenwölbung gerieben. Die gleiche Beschaffenheit des Materials beider Reibflächen bewirkt damit nicht nur eine Materialabtragung auf der Gaumenseite, sondern ebenso eine kontinuierliche Abnutzung der Unterschnabelschneide. Der Wetzvorgang ist somit ebenfalls bedeutungsvoll für die Formgebung des Unterschnabels.

Das Ursache-Wirkungsgefüge für die Feilkerben sieht also folgendermassen aus: Feilkerben werden durch die wetzenden Bewegungen des Unterschnabels mit der Unterschnabelschneide aus dem Hornmaterial des vordersten Gaumendrittels herausmodelliert. Bei dieser Tätigkeit wird zugleich die Unterschnabelschneide geschärft. Sowohl der Schärfezustand der Unterschnabelschneide als auch die Feilkerben sind somit Folgen des Schnabelwetzens. Unterschnabelschneide und Feilkerben spielen zusammen die Hauptrolle beim Vorgang des Samenöffnens.

Zusammenfassung

1. Von 17 Spezies von Papageien wurden die Schnabelmorphologie und die Bewegungsabläufe des Schnabelsäuberns, Samenöffnens und Schnabelwetzens miteinander verglichen und funktionell gedeutet.
2. Die funktionelle Bedeutung des Schnabelwetzens besteht in der Formgebung und Strukturierung des vordersten Drittels des Oberschnabels und in der Schärfung der Unterschnabelschneide.
3. Die Feilkerben werden durch die Schnabelwetzbewegungen aus dem Hornmaterial des Gaumens herausmodelliert. Bei diesen Bewegungen wird zugleich die Unterschnabelschneide geschärft.
4. Feilkerben und Unterschnabelschneide spielen beim Vorgang des Samenöffnens eine ausschlaggebende Rolle.

Summary

1. The morphology of the bill and the motor patterns of the cleaning of the bill, the husking of the seeds and the honing of the bill of 17 species of parrots are compared and functionally interpreted.
2. The functionally significance of the honing of the bill consists in modelling of the apical third part of the maxilla and in the sharpening of the blunt end of the mandible.
3. The corrugated structure is modelled out of the horny palate by the honing movements of the bill. At the same time the blunt end of the mandible is sharpened by these movements.
4. The corrugated structure and the blunt end of the mandible play a decisive role in the process of the husking of the seeds.

Résumé

1. Chez 17 espèces de Perroquets, la morphologie du bec et le déroulement des mouvements du nettoyage du bec, de l'ouverture des graines et de l'affûtage du bec ont été comparés et interprétés fonctionnellement.

2. La signification fonctionnelle de l'affûtage du bec consiste à donner une forme et à structurer le tiers antérieur du maxillaire supérieur et à aiguiser le fil de la mandibule.

3. Les stries en forme de lime sont modelées dans la masse cornée du palais par les mouvements d'affûtage du bec. Les tranchants de la mandibule sont aiguisés par ces mouvements.

4. Les rainures en forme de lime et les bords tranchants de la mandibule jouent un rôle déterminant dans le processus de l'ouverture des graines.

LITERATUR

BOETTICHER, H. von. 1959. *Papageien.* Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg.

BUCKLEY, F. G. 1968. *Behaviour of the blue-crowned hanging parrot Loriculus galgulus with comparative notes on the vernal hanging parrot L. vernalis.* Ibis 110: 145-164.

DILGER, W. C. 1960. *The comparative ethology of the African parrot genus Agapornis.* Z. f. Tpsych. 17: 649-683.

FINSCH, O. 1867. *Die Papageien.* Leiden.

GÜNTERT, M. und V. ZISWILER. 1972. *Morphologische Radiation des Verdauungstraktes bei Papageien.* (In Vorb.)

HOMBERGER, D. G. und V. ZISWILER. 1972. *Über das Fress- und Trinkverhalten der Papageien.* (In Vorb.)

MOLLER, W. 1932. *Biologisch-anatomische Studien am Schädel von Ara macao.* Gegenbaurs Morph. Jahrb. 70: 305-342.

REICHENOW, A. 1913. *Die Vögel.* Handb. der Systematischen Ornithologie, Stuttgart.

SALVADORI, T. 1891. *Catalogue of the Psittaci or Parrots, in the collection of the British Museum.* Cat. Birds Brit. Mus. 20, London.

ULRICH, S. und V. ZISWILER. 1972. *Biologie und Ethologie des Schmalbindenloris, Trichoglossus haematodus massena Bonaparte.* Zool. Garten N.F., Leipzig 41.

WAGLER, J. 1832. *Monografia psittacorum.* Abh. königl.-bayr. Akad. der Wissenschaften (math.-phys. Kl.), 1.

No 42. H. A. Hosbach, A. H. Egg und E. Kubli. — Einfluss der Futterzusammensetzung auf Verdauungsenzym-Aktivitäten bei *Drosophila melanogaster*-Larven [1]. (Mit 7 Textabbildungen)

Zoologisch-Vergl. Anatomisches Institut der Universität Zürich.

1. Einleitung

Beim Studium entwicklungsbiologischer Probleme sind Letalfaktoren ein wertvolles Hilfsmittel (Hadorn, 1956; Chen, 1971). Seit einigen Jahren wird an unserem Institut der rezessive Letalfaktor *l(2)me* von *Drosophila melanogaster* intensiv biochemisch untersucht. Die homozygoten Tiere sind charakterisiert durch einen Entwicklungsstillstand im 3. Larvenstadium (Schmid, 1949). Fütterungsversuche zeigten, dass 4-tägige Hungerlarven der Mutante Kasein nicht verdauen können (Chen und Hadorn, 1955). Misst man die Protease-, Trypsin-, Leucinaminopeptidase- und Carboxypeptidase-Aktivitäten in Mitteldärmen, so ergibt sich eine gesicherte Reduktion gegenüber dem Wildtyp (Waldner-Stiefelmeier, 1967). Studien über die Inkorporation von radioaktiven Aminosäuren in die Darmproteine von *l(2)me*- und +/+- Larven ergaben keinen Aufschluss darüber, ob die Proteasesynthese bei *l(2)me* gegenüber anderen Darmproteinen reduziert ist (Kubli, 1970). Es ist bis heute nicht bekannt, ob diese Effekte bei *l(2)me* eine primäre oder sekundäre Schädigung des Organismus darstellen. Die Mutation scheint allerdings nach den vorliegenden Ergebnissen in die Regulation der Verdauungsenzyme einzugreifen und nicht eine spezifische Protease zu schädigen. Um genaue Aussagen über den Angriffspunkt machen zu können, ist eine bessere Kenntnis der Verhältnisse beim Wildtyp unerlässlich. Da über den Einfluss des Futters auf die Regulation der Aktivität von Darmenzymen auch bei normalen Larven keine Resultate vorliegen, stellten wir uns folgende Fragen:

— Genügt die Darmfüllung für eine Erhöhung der Enzymaktivitäten des Darmes?

— Beeinflusst die Futterzusammensetzung die Aktivität bestimmter Darmenzyme?

— Ist die Aktivität eines bestimmten Darmenzyms dem Anteil seines Substrates im Futter proportional?

---

[1] Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützung durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und die Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

Für die Untersuchung der oben erwähnten Probleme wurden die Protease- und die Amylase-Aktivitäten in Abhängigkeit von verschiedenen Fütterungsbedingungen bestimmt.

2. Material und Methode

a. *Versuchstiere und Zuchtmethoden*

Einstündige Gelege des Wildstammes „Sevelen“ von *Drosophila melanogaster* wurden auf Standardfutter (Mais-Zucker-Agar-Hefe) bei 25° C aufgezogen. Das Alter der Larven wird in Stunden nach der Eiablage angegeben.

b. *Messung der Proteaseaktivität*

Zur Bestimmung der proteolytischen Aktivität verwendeten wir das Verfahren nach Charney und Tomarelli (1947). Das Prinzip dieser Methode besteht in einer enzymatischen Verdauung von Azoproteinen, was zur Bildung von gefärbten Produkten führt. Deren Farbintensität ist eine Funktion der Proteaseaktivität der Enzymlösung. Es wurde nach dem in Figur 1 abgebildeten Schema verfahren. Als Referenz diente ein Kontrollansatz ohne Enzym.

Nach Charney und Tomarelli befolgt die enzymatische Verdauung von Azoproteinen die Gleichung für eine monomolekulare Reaktion. Die Geschwindigkeitskonstante der Reaktion kann als Mass für die Enzymaktivität gelten:

$$K = \frac{1}{t} \cdot 2{,}3 \cdot \log \frac{c_1}{c_2}$$

wobei: t = Inkubationszeit in Minuten
c_1 = Anfangskonzentration des Substrats
c_2 = Endkonzentration des Substrats

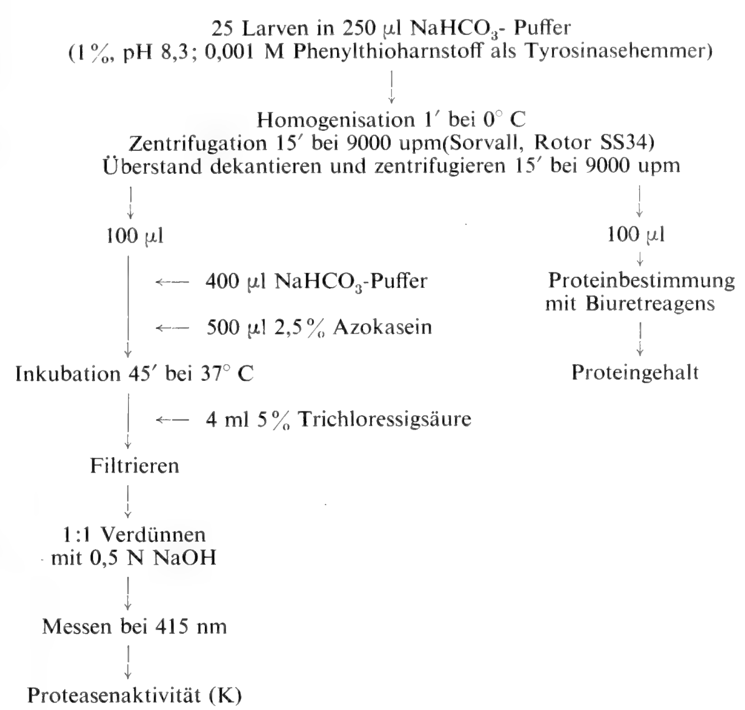
c_1 wird erhalten, indem man die Farbe misst von 3 ml 1:10 verdünnter Substratlösung, die mit 3 ml 0,5 N NaOH versetzt wurde. c_2 ergibt sich als Differenz zwischen c_1 und der optischen Dichte des Trichloressigsäure-Filtrates nach der Verdauung. Als Bezugsgrösse wurde die Gesamtproteinkonzentration des Enzymansatzes gewählt. Für die proteolytische Aktivität ergibt sich:

$$A = K/\mu g \text{ Protein}$$

Die Proteinmessung erfolgte mit dem Biuretreagens bei 550 nm (Gornall et al., 1949). Für die Proteineichkurve wurde Rinderalbumin als Vergleichssubstanz genommen.

FIG. 1.

Schema zur Messung der Proteaseaktivität.



c. *Messung der Amylaseaktivität*

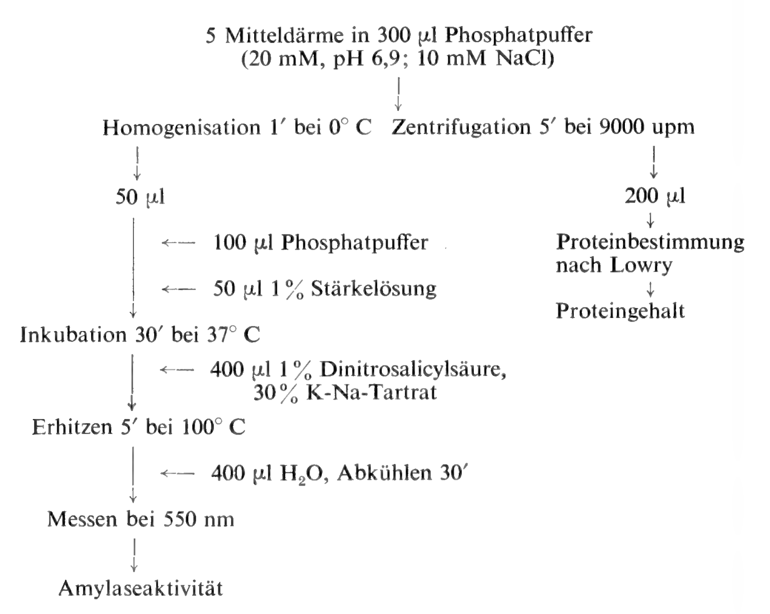
Stärke wird durch α-Amylase zu Bruchstücken hydrolysiert (reduzierende Zucker, z. Bsp. Maltose), deren reduzierende Hemiacetalgruppen mit Dinitrosalicylsäure bestimmt werden können. Die Konzentration der entstandenen Nitroaminosalicylsäure wurde photometrisch gemessen; sie entspricht der Konzentration der neugebildeten Endgruppen und damit direkt der Enzymaktivität (DOANE, 1969; BERGMEYER, 1970; ISHAAYA und SWIRSKI, 1970).

Für die Bestimmung der Amylase-Aktivität wurde nach dem in Figur 2 angegebenen Schema verfahren.

Die Amylaseaktivitäten werden heute allgemein in µM Maltose pro Minute Inkubation angegeben. Mit Hilfe einer Maltose-Eichkurve (0,1 mM Maltoselösung) wurden die gemessenen Absorptionen auf Maltose-Konzentrationen umgerechnet. Da wir unsere Werte auf den Proteingehalt des Enzymextrakts bezogen haben, ergibt sich als Einheit µ mole Maltose/min/µg Protein.

Fig. 2.

Schema zur Messung der Amylaseaktivität.



3. Resultate

a. *Kaseinfütterung*

Für unsere Versuche verwendeten wir 72 h-Larven, da diese eine hoh Proteaseaktivität aufweisen (Waldner-Stiefelmeier, 1967).

Proteasemessungen von Mitteldärmen, ganzen Larven, der Hämolymphe un des Restkörpers zeigten, dass der Hauptanteil der Proteasen im Mitteldarı lokalisiert ist (Tab. 1). Der geringe Anteil der Hämolymphe und des Restkörpe an der Gesamt-Protease-Aktivität erlaubt ohne weiteres ein Arbeiten mit ganze Larven. Die Beobachtung, dass Mitteldarmhomogenate eine grössere prote

Tabelle 1

Proteaseaktivitäten verschiedener Drosophilagewebe. Die Werte stellen Mittel aus mehrer Messungen dar. Für die Homogenate wurden jeweils 25 Tiere verwendet.

		Därme	Larven	Hämolymphe	Restkörper
72 +/+ Larven	K =	309,57	285,92	46,05	9,95
Nach 5 h Hunger		231,13	184,77	41,67	—
Prozentuale Abnahme		26%	28%	10%	—

lytische Aktivität als Ganztierhomogenate aufweisen, lässt sich durch Inhibitorwirkungen erklären (ENGELMANN und WILKENS, 1969).

In einer Reihe von Versuchen wurde das Verhalten der Proteaseaktivität verfolgt, nachdem 72 h-Larven in den Hungerzustand übergeführt worden waren.

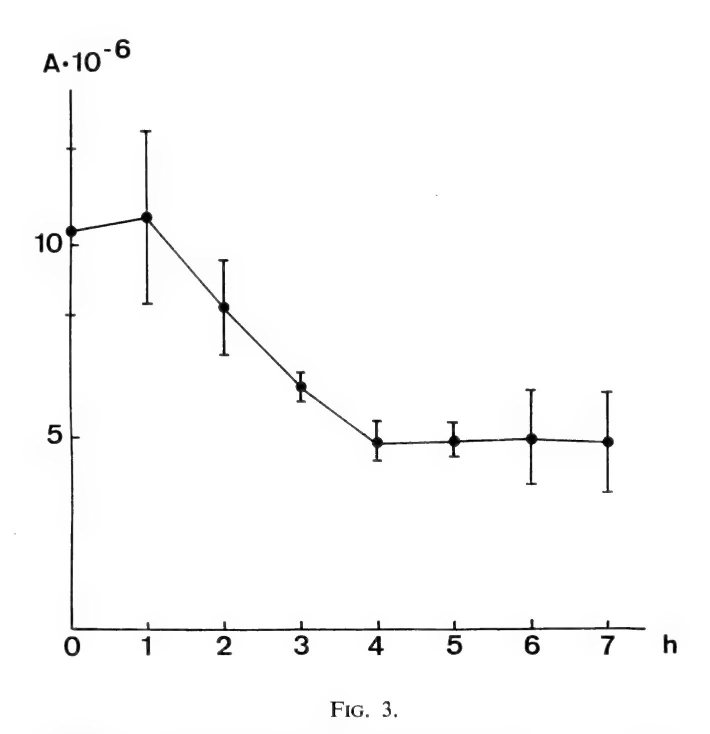


FIG. 3.

Abnahme der Proteaseaktivität bei hungernden 72 h +/+ Larven.
A = spezifische Aktivität, ist mit dem Faktor ½ zu multiplizieren

Dazu wurden Larven aus den Zuchtflaschen herausgewaschen und während den nächsten 7 h in Petrischalen auf mit Insektenringer-Lösung befeuchtetem Filterpapier gehalten. Die Messung der Proteaseaktivität erfolgte stündlich. Die Abnahme der Aktivität während des Hungerns geht in 3 Phasen vor sich (Fig. 3). Bis zu einer merklichen Reduktion verstreichen etwa 1 bis 1½ Stunden. Diese Verzögerung erklärt sich möglicherweise dadurch, dass es etwa 2—2½ Stunden dauert, bis der Darm von der proteinhaltigen Nahrung durchlaufen ist (SCHMID, 1949). Manchmal wurden in dieser Phase auch zunehmende Aktivitäten gemessen. Diese beruhen nicht auf einem verkleinerten Proteingehalt, sondern auf einer erhöhten Azokaseinmessung (die spezifische Aktivität wird durch Quotientenbildung mit dem Proteingehalt erhalten). Die erste Phase wird von einer Periode rapider Aktivitätsabnahme gefolgt. Die Absorptionen nehmen etwa um 50% des Ausgangswertes ab. Eine stabile „Hungeraktivität“ stellt sich etwa 4 Stunden

nach Hungerbeginn ein. Sie bleibt während den nächsten 7 Stunden konstant.

Nach Überführung der Hungerlarven in Kasein (mit Insektenringer-Lösung im Volumenverhältnis 1:1 gemischt) konnte ein Ansteigen der proteolytischen Aktivität beobachtet werden (Fig. 4). Im Vergleich zu den Hungerlarven bewegten

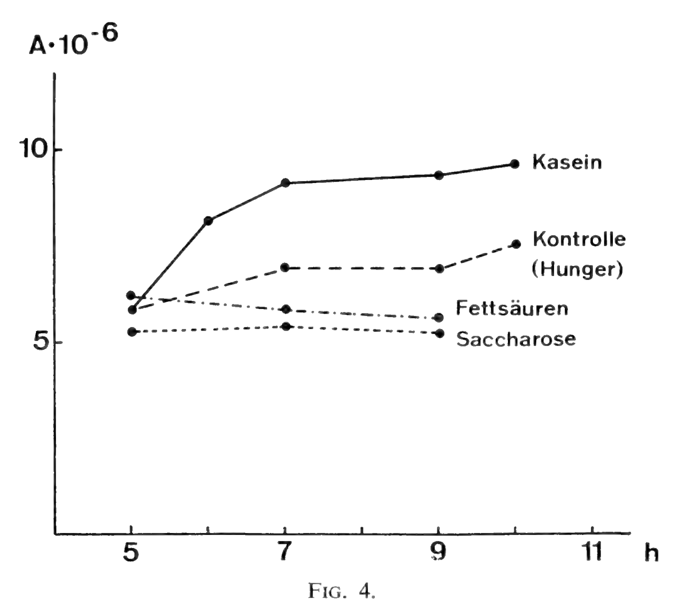


Fig. 4.

Einfluss von Kasein-, Saccharose- und Fettsäure-Fütterung auf die Protease-Aktivität nach 5 h Hunger (+/+, 72 h, A = spezifische Aktivität, ist mit dem Faktor ½ zu multiplizieren).

sich die Zunahmen der Aktivitäten nach Kaseinfütterung zwischen 40 und 70%. Fütterung mit Saccharose oder mit Fettsäuren hat keine Zunahme der proteolytischen Aktivität zur Folge. Die Werte blieben vielmehr denjenigen der Hungerlarven gleich.

b. *Stärke und Saccharosefütterung*

Larven im Alter von 72 h weisen im Mittel eine Amylaseaktivität von $62{,}6 \cdot 10^{-4}$ μ mole Maltose/min/μg Protein auf (Fig. 5). Lässt man Tiere dieses Alters hungern, so sinkt sie in den ersten vier Stunden um 25—35%. Diese Abnahme setzt, anders als bei den Proteasen, ohne anfängliche Verzögerung ein. Nach vier Stunden Hunger bleibt die Aktivität für mindestens vier weitere Stunden praktisch konstant.

Für die Fütterungsversuche wurden die Larven nach 4 Stunden, d.h. nach Erreichen der minimalen Aktivität, in Futter bestimmter Zusammensetzung übertragen. Wurde reine Stärke als Substrat angeboten, so erhöhte sich die Aktivität sofort (Fig. 6). Spätestens nach vier Stunden war die Ausgangsaktivität wieder

erreicht. Mit löslicher Stärke (nach Zulkowsky) wurden die gleichen Resultate wie mit unlöslicher Stärke erzielt.

In weiteren Versuchen wurde den Larven Kaolin (Al-Silikat), Kasein (nach Hammarsten) und Saccharose (reinst) angeboten. Fütterung mit Kaolin ergab

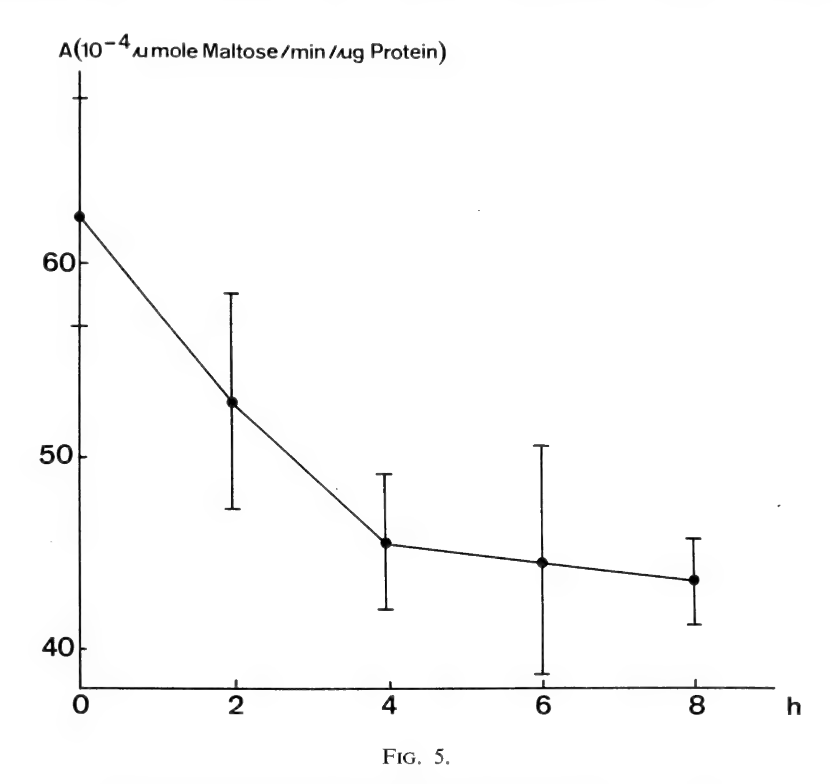


Fig. 5.

Abnahme der Amylaseaktivität bei hungernden 72 h +/+ Larven.

Aktivitäten, die etwas über den Hungerkontrollen lagen (nicht dargestellt). Als Nahrung dürfte Kasein sicher attraktiver sein als Kaolin, trotzdem erhielten wir bei Kaseindiät keine erhöhten Aktivitäten. Hohe Konzentrationen an reduzierenden Zuckern wurde nach Saccharosefütterung festgestellt. Die berechneten Aktivitäten überstiegen 100 . 10^{-4} μ mole Maltose/min/μg Protein [1].

c. *Gradientenversuche*

Um Auskunft darüber zu erhalten, ob der Anteil eines bestimmten Substrates im Futter die entsprechende Enzymaktivität beeinflusst, wurden folgende

[1] Eine Wiederholung der Versuche mit einer neuen Saccharoseprobe ergab keinen Anstieg der Amylaseaktivität. Die anfänglich erhaltenen hohen Werte dürften auf einer Verunreinigung der verwendeten Probe beruhen.

Versuche durchgeführt. Verschiedene Mengen von Kasein und Kaolin wurden gemischt und Hungerlarven verfüttert. Nach 3 Stunden wurde die Proteaseaktivität gemessen (Fig. 7). Die resultierenden Aktivitäten zeigten eine lineare Abhängigkeit vom Kaseingehalt. Gleiche Resultate wurden erhalten mit Kasein/Stärke-Gra-

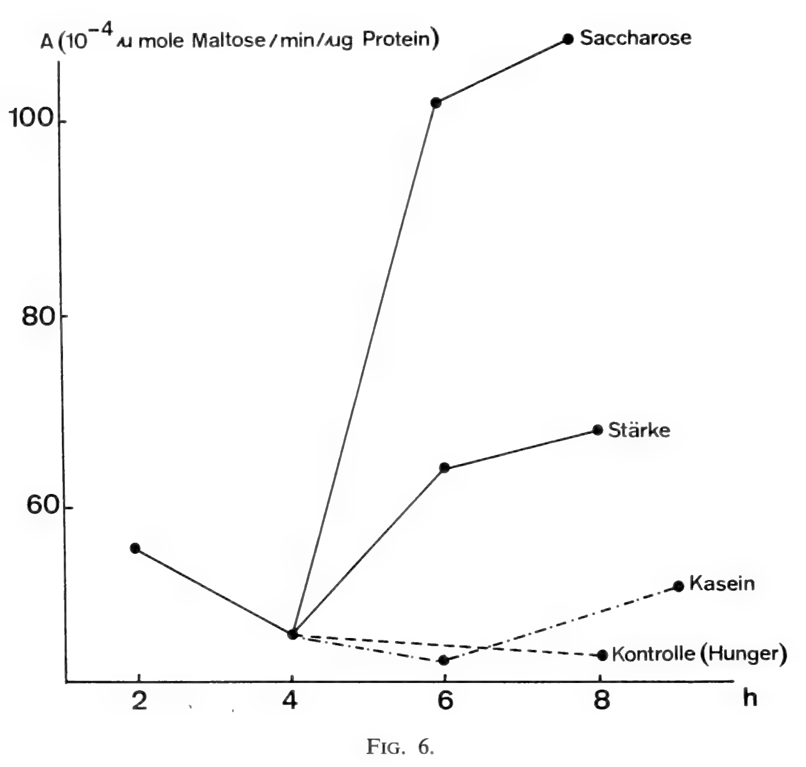


Fig. 6.

Einfluss von Saccharose-, Stärke- und Kasein-Fütterung auf die Amylase-Aktivität nach 4 h Hunger (+/+, 72 h).

dienten. Auch für die Amylase-Aktivität konnte eine direkte Abhängigkeit vom Stärkegehalt der Nahrung nachgewiesen werden.

4. Diskussion

Für eine Regulation der Aktivität von Darmenzymen sind verschiedene Mechanismen denkbar: 1. eine unspezifische Sekretion von Enzymen erfolgt auf eine Füllung des Darmes (z. Bsp. Stimulation durch Dehnung desselben), wobei die Zusammensetzung des Futters keine Rolle spielt (Dadd, 1961), oder 2. die Zusammensetzung des Futters bestimmt, welche Enzyme aktiviert bzw. synthetisiert werden. In beiden Fällen könnte eine Regulation durch Hormone oder

über eine direkte Stimulierung der Darmzellen durch das Futter stattfinden (sekretagoge Wirkung, ENGELMANN, 1969). Unsere Ergebnisse zeigen, dass die Darmenzymaktivitäten eine spezifische Antwort auf das gebotene Substrat darstellen. Die maximale Zunahme der Aktivitäten ist bereits nach 2 Stunden erreicht. Ob diese Steigerung auf einer Neusynthese von Enzymen beruht, wie sie von

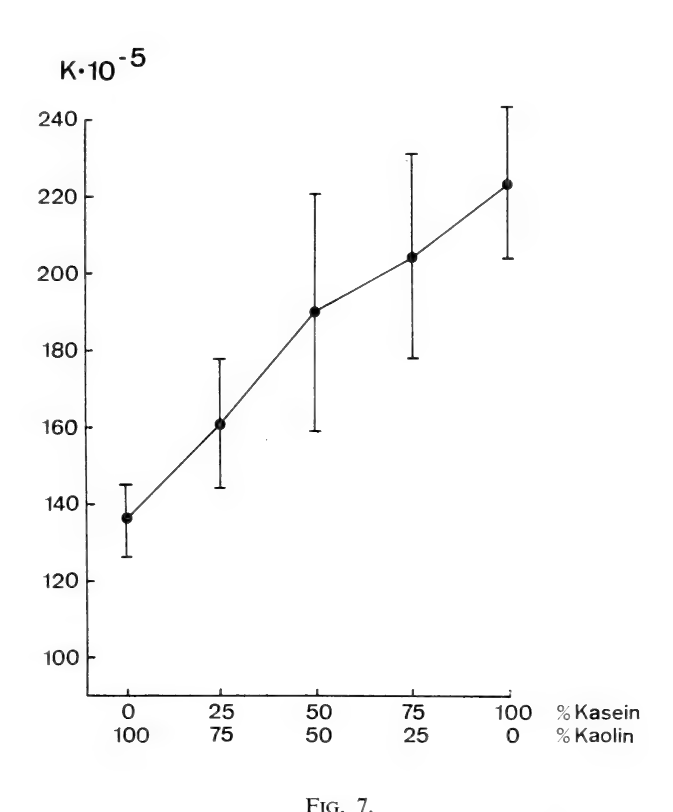


FIG. 7.

Abhängigkeit der Proteaseaktivität vom Kasein/Kaolin-Verhältnis des Futters (+/+, 72 h, 5 h Hunger, 3 h Futter, K = Geschwindigkeitskonstante).

ENGELMANN (1969) für *Leucophaea* wahrscheinlich gemacht werden konnte, ist durch unsere Experimente nicht zu entscheiden. Vielleicht handelt es sich auch um eine Überführung von inaktiven Enzymen in einen aktiven Zustand. Ähnliche Ergebnisse wurden auch durch Verfütterung von Blut an Adultmücken von *Culex pipiens fatigans* erhalten (BRIEGEL, 1969; SPIRO-KERN und CHEN, 1972). Ob die Regulation bei *Drosophila*-Larven direkt oder indirekt (über Hormone) erfolgt, ist nicht bekannt. Die Versuche von ENGELMANN und WILKENS (1969) mit *Sarcophaga bullata* lassen jedoch vermuten, dass auch bei *Drosophila* die Regulierung durch eine direkte, sekretagoge Stimulierung zustandekommt.

Die Ergebnisse der Gradientenversuche legen nahe, dass die Regulation spezifischer Enzyme nicht nach einem Alles-oder-Nichts Prinzip stattfindet. Die Protease- bzw. Amylase-Aktivitäten sind praktisch linear abhängig vom Kasein- bzw. Stärkegehalt des Futters. Den gleichen Befund erhielten auch Engelmann und Wilkens (1969) durch Fütterung von Hühnchenleber-Homogenat bei *Sarcophaga bullata*. Unsere Versuche haben allerdings den Nachteil, dass die Menge des aufgenommenen Futters nicht genau gemessen werden konnte.

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen eindeutig, dass *Drosophila*-Larven selektiv die Darmenzymaktivitäten regulieren können. Dies ist für Larven, die ihre ganze Entwicklungszeit in einem relativ homogenen Futterbrei verbringen, nicht unbedingt zu erwarten. Weitere Versuche sollen zeigen, ob ähnliche Regulationsmechanismen auch für die verschiedenen Aktivitäten einer Enzymklasse gelten (z. Bsp. Trypsin-, Leucinaminopeptidase-, Carboxypeptidase A-Aktivitäten).

Zusammenfassung

1. Der Hauptanteil der Proteasen 72-stündiger Larven von *Drosophila melanogaster* ist im Mitteldarm lokalisiert. Die Amylaseaktivität des Mitteldarmes beträgt 45% der Gesamtaktivität.
2. Durch Hungernlassen konnte für beide Enzyme eine Aktivitätsabnahme festgestellt werden. Bei den Proteasen beträgt die Abnahme nach 4 h Hunger 50%, bei den Amylasen 30%. Während den nachfolgenden 7 Stunden bleiben die Enzymaktivitäten konstant.
3. Durch Fütterung verschiedener Substanzen konnte gezeigt werden, dass die Enzymaktivität substrat-spezifisch reguliert wird.
4. Die Amylase- und die Protease-Aktivität verhält sich proportional zum Stärke- bzw. Proteingehalt der Nahrung.
5. Verschiedene Möglichkeiten der Regulation von Verdauungsenzym-Aktivitäten werden mit den vorliegenden Resultaten verglichen und diskutiert.

Résumé

1. La plus grande partie des enzymes protéolytiques de larves de 72 heures de *Drosophila melanogaster* sont localisées dans l'intestin moyen. L'activité amylolytique de l'intestin moyen est de 45% de l'activité totale.
2. En privant les larves de nourriture on constate une diminution de l'activité des deux enzymes. Pour les protéases cette diminution après 4 heures de jeûne

est de 50%, pour les amylases de 30%. Pendant les 7 heures suivantes, les activités enzymatiques restent constantes.

3. L'alimentation avec diverses substances a montré que l'activité enzymatique est réglée par le substrat.

4. L'activité des amylases est proportionnelle à la teneur en fécule, celle des protéases à la teneur en protéine.

5. Différentes théories sur la régulation des enzymes digestives sont discutées et confrontées avec les résultats du présent travail.

Summary

1. Proteolytic enzymes of 72 hours larvae of *Drosophila melanogaster* are mainly located in the midgut. The activity of the amylase of the midgut is 45% of the animal's total activity.

2. During starvation a decrease in activity was registered for both enzymes. Proteolytic activity decreases by 50% after 4 hours of starving, amylolytic activity by 30%. The activities of the enzymes remain constant for the following 7 hours.

3. By feeding with various substances it was shown that the regulation of enzyme activity is substrate-specific.

4. Amylolytic as well as proteolytic activity is proportional to the content of starch or protein, respectively, in the food.

5. Various possibilities concerning the regulation of digestive enzymes are discussed and compared with the present results.

LITERATUR

Bergmeyer, H. U. 1970. *Methoden der enzymatischen Analyse.* Weinheim: Verlag Chemie. Bd. I: 848-857.

Briegel, H. 1969. *Untersuchungen zum Aminosäuren- und Proteinstoffwechsel während der autogenen und anautogenen Eireifung von Culex pipiens.* J. Insect Physiol. 15: 1137-1166.

Charney, J. and R. M. Tomarelli. 1947. *A colorimetric method for the determination of the proteolytic activity of duodenal juice.* J. biol. Chem. 171: 501-505.

Chen, P. S. 1971. *Biochemical Aspects of Insect Development.* Basel: Karger-Verlag.

— und E. Hadorn. 1955. *Zur Stoffwechselphysiologie der Mutante letal-meander (lme) von Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 62: 338-347.

DADD, R. H. 1961. *Evidence of humoral regulation of digestive secretion in the beetle Tenebrio molitor.* J. exp. Biol. 38: 259-266.

DOANE, W. W. 1969. *Amylase variants in Drosophila melanogaster, linkage studies and characterization of enzyme extracts.* J. exp. Zool. 171: 321-341.

ENGELMANN, F. 1969. *Food-stimulated synthesis of intestinal proteolytic enzymes in the cockroach Leucophaea maderae.* J. Insect Physiol. 15: 217-235.

— und J. WILKENS. 1969. *Synthesis of digestive enzymes in the fleshfly Sarcophaga bullata stimulated by food.* Nature 222: 798.

GORNALL, A. G., C. J. BARDAWILL and M. M. DAVID. 1949. *Determination of serum proteins by means of the biuret reaction.* J. biol. Chem. 177: 751-766.

HADORN, E. 1956. *Letalfaktoren.* Stuttgart: Thieme-Verlag.

ISHAAYA, I. and E. SWIRSKI. 1970. *Invertase and amylase activity in the armoured scales Chrysomphalus aonidum and Aonidella aurantii.* J. Insect Physiol. 16: 1599-1606.

KUBLI, E. 1970. *Untersuchungen zum Nukleinsäure- und Protein-Stoffwechsel des Wildtyps und der Letalmutante „1(2)me“ von Drosophila melanogaster.* Z. vergl. Physiol. 70: 175-195.

SCHMID, W. 1949. *Analyse der letalen Wirkung des Faktors lme (letal-meander) von Drosophila melanogaster.* Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.- L. 83: 220-253.

SPIRO-KERN, A. und P. S. CHEN. 1972. *Über die Proteasen der Stechmücke Culex pipiens.* Rev. suisse Zool. (im Druck).

WALDNER-STIEFELMEIER, R. 1967. *Untersuchungen über die Proteasen im Wildtyp und in den Letalmutanten (lme und ltr) von Drosophila melanogaster.* Z. vergl. Physiol. 56: 268-289.

N° 43. **N. Hyvert, B. Pelvat** et **G. de Haller.** — Morphogenèse expérimentale chez les Ciliés: IV. Sur le rôle de la Zone de Membranelles Adorales dans la régénération chez *Stentor coeruleus.* (Avec 5 fig.)

Département de Biologie animale, Professeur G. de Haller, Université de Genève.

I. INTRODUCTION

Cette étude porte sur les mécanismes de morphogenèse cellulaire, et plus particulièrement sur la stomatogenèse (formation de l'appareil buccal: zone de membranelles adorales ZMA), chez *Stentor coeruleus*, protozoaire cilié hétérotriche (fig. 1.)

Un choc osmotique (sucrose) ou une action chimique (urée) provoquent le rejet de la ZMA (TARTAR 1957, 1961) (fig. 3). Ce rejet sera suivi de la régénération de la ZMA. La régénération implique la formation d'un primordium dans le cortex cellulaire (TARTAR 1961); le primordium consiste en un champ anarchique

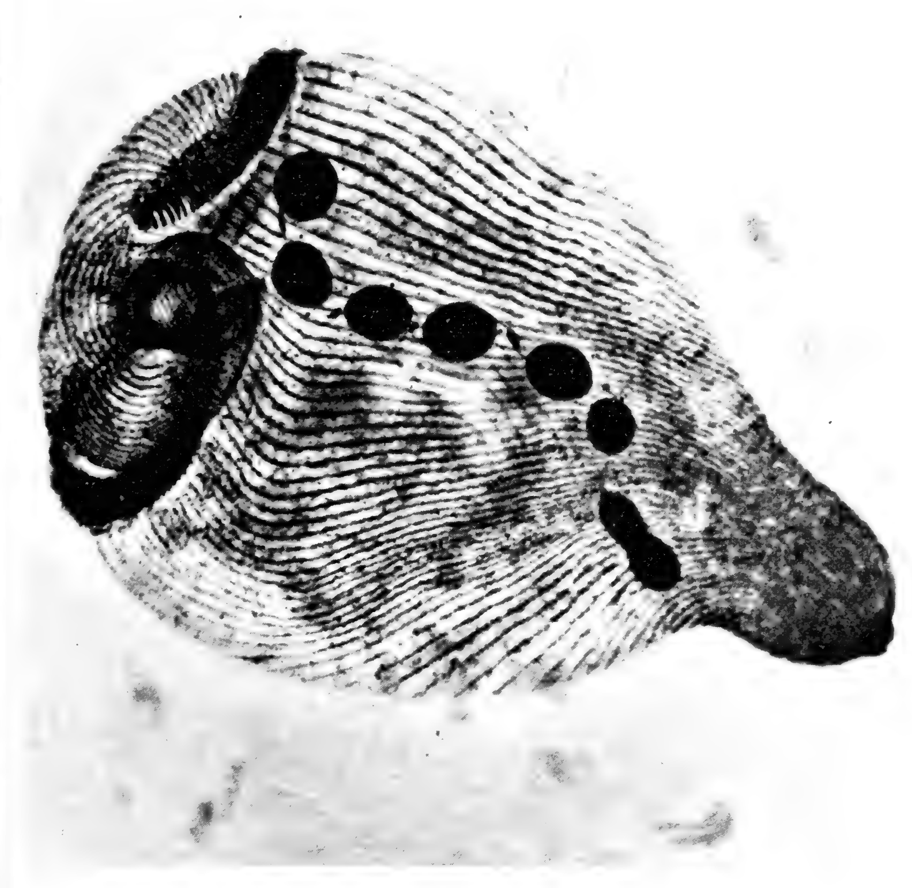


FIG. 1.

Stentor coerulus fixation formol-EGTA, coloration Protargo .

de cinétosomes qui s'organise progressivement en nouvelle ZMA et migre de la région médiane, où il a pris naissance, vers sa place définitive (fig. 2).

La stomatogenèse régénérative présente de nombreux points communs avec celle de la division cellulaire: phases identiques dans la formation du primordium, condensation comparable du noyau (DE TERRA 1964). Dans le cycle de division, le signal de la stomatogenèse est donné par une interaction nucléo-cytoplasmique.

Lors de la régénération, c'est la disparition de l'ancienne ZMA qui déclenche la formation du primordium (c'est le cas aussi lors d'une amputation).

Le problème posé est alors de savoir quelle est la nature de l'action des structures adorales anciennes dans l'inhibition de la nouvelle stomatogenèse.

FIG. 2.

Stentor en cours de régénération (stade 5) coloration Protargol

Chez un Stentor en phase morphogénétiquement inactive, la cellule est dans un état d'antidifférentiation. En effet, non seulement elle ne produit pas d'ébauches de nouvelles structures, mais elle est capable de stopper le développement, et même de produire la résorption d'un primordium chez une cellule sur laquelle on l'aurait greffé. Inversément, une greffe d'un régénérant avancé, sur un Stentor

en phase inactive, induit chez ce dernier l'apparition d'un primordium (TARTAR 1961).

FIG. 3.

Stentor au moment du rejet de la zone de membranelles adorales après traitement par l'urée. (Contraste de phase)

Il semble donc y avoir une substance qui inhibe, ou au contraire active la morphogenèse, et cette substance est en rapport avec la présence des structures adorales préexistantes.

Nous avons voulu savoir si une ZMA rejetée, implantée dans le cytoplasme d'un Stentor qui vient de rejeter la sienne, peut avoir une influence sur le cours de la régénération.

II. Matériel et Méthodes

Culture :

Stentor coeruleus cultivés en pétris.
Milieu: Knop avec extrait de terre.

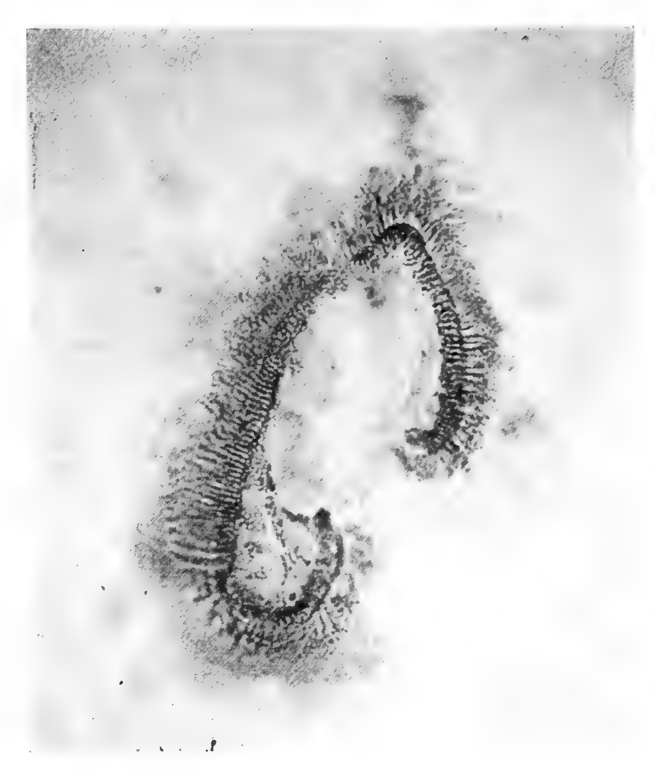


Fig. 4.

Zone de membranelles adorales isolée. (contraste de phase)

Nutrition: *Chlorogonium elongatum.*
Durée du cycle: 18-20 h à 22°C (croissance exponentielle)
Repiquage tous les 2 jours.

Expérimentation :

Le rejet de la ZMA est effectué sur des stentors isolés par une solution d'urée à 2% (Tartar 1957) (fig. 3 et 4).

Après ce traitement, les animaux sont lavés plusieurs fois et isolés en dépressions dans un milieu frais.

Un quart d'heure après le rejet, les animaux sont opérés sur plaque d'agar. Un fragment de la membranelle adorale est implanté dans le cytoplasme de chaque cellule à l'aide d'une microaiguille de verre. Parallèlement, des animaux témoins subissent une blessure équivalente aux précédents, sans implantation. Pour chaque stentor, la durée de régénération est notée. Nous suivons sous loupe binoculaire les différents stades de la régénération donnés dans la littérature. (BURCHILL 1967).

Dans une première expérience, nous avons montré que la durée de régénération des stentors varie en fonction du moment du cycle où le rejet a lieu.

Pour éviter une variation excessive dans la durée de la régénération, toutes les cellules sont prises entre 3-6 heures après la division (durée moyenne de régénération: 6 h 15).

III. RÉSULTATS

Les résultats sont rassemblés dans la figure 5. Sur 105 animaux opérés (implantation de la ZMA), tous régénèrent, mais avec un retard plus ou moins important, variant de 2-3 heures par rapport aux durées de régénération des stentors témoins (cellules blessées), eux-mêmes retardés d'environ 1-1½ h. par rapport aux durées de régénération des animaux normaux (cellules traitées à l'urée seulement, sans blessure) .

Chez les ciliés opérés, la durée totale de régénération est plus longue que chez les animaux témoins; la succession des stades de régénération ne variant pas, ce qui diffère, c'est le temps de latence, c'est-à-dire le moment entre le rejet de la membranelle et l'apparition du primordium (stade 1).

Ce temps de latence, d'environ ½ h. dans le cas d'une régénération normale, peut aller jusqu'à 3 h. dans celui des animaux avec une membranelle implantée.

IV. DISCUSSION

Nos résultats préliminaires qui révèlent une action inhibitrice de la ZMA semblent être en accord avec les expériences de Tartar.

L'apparition du primordium est retardée de 2-3 h. chez les animaux qui ont reçu un fragment de membranelle. Il est possible que le retard de cet « anlage » soit dû à une substance inhibitrice contenue dans la zone de membranelles.

L'implantation d'une deuxième membranelle avant la formation du primordium, soit 1½-2 h. après une première implantation devrait alors renforcer

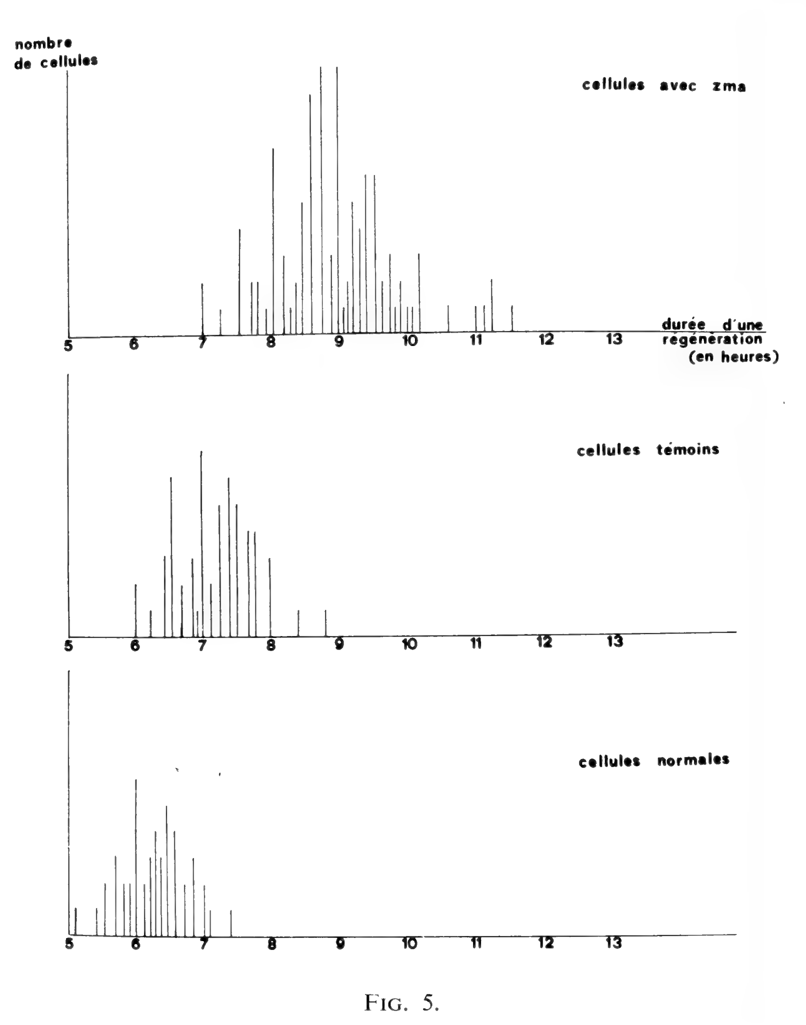


Fig. 5.

Comparaison des durées totales de régénération (temps de latence + succession des stades de régénération) chez des animaux normaux (simple rejet par l'urée), témoins (rejet suivi d'une blessure) opérés (rejet suivi d'une implantation de membranelle).

cette inhibition et se traduire par un temps de latence encore plus grand avant l'apparition de l'anlage.

Au cours d'une expérience portant sur 20 stentors, nous avons constaté en effet que dans ce cas, la durée totale de régénération s'étend à 11 h. avec un temps de latence de 3-4 h.

La dispersion des valeurs obtenues peut s'expliquer par le fait que nous ne connaissons pas exactement la quantité de membranelle implantée et que celle-ci varie d'une cellule à l'autre.

Nos prochaines expériences consisteront à injecter des quantités définies d'homogénat de membranelles à l'aide d'une microseringue puis à chercher, dans l'homogénat, à identifier la substance active.

Résumé

Les structures adorales (ZMA) chez *Stentor coeruleus* inhibent la formation de nouvelles structures adorales.

Nous cherchons à expliquer comment une cellule, après un stimulus qui provoque la régénération (rejet de la ZMA par l'urée) échappe à cette inhibition.

Une membranelle rejetée et réimplantée dans le cytoplasme d'un stentor inhibe la régénération.

Summary

During the normal cell cycle in *Stentor coeruleus*, the presence of the existing AZM (adoral zone of membranelles) inhibits the formation of a new AZM, until the phase of morphogenesis begins.

Sucrose or urea induce shedding of the AZM. When a cell has shed its AZM, it regenerates a new AZM, at any time in the cell cycle.

If a piece of a shed AZM is implanted into the cytoplasm of a regenerating Stentor, the formation of its new AZM is significantly delayed.

Zusammenfassung

Bei *Stentor coeruleus* wird, im normalen Zellteilungszyklus, die Erscheinung einer neuen Membranellenband-Anlage durch das existierende Membranellenband bis zu einem gewissen Zeitpunkt verhindert.

Sucrose oder Harnstoff rufen den Abwurf des Membranellenbandes hervor, was dann eine Regenerierung, d.h. die Erscheinung einer neuen Anlage, an irgendeinem Zeitpunkt des Zellteilungszyklus auslöst.

Wenn man Stücke abgeworfener Membranellenbänder in regenerierenden Zellen einpflanzt, wird in diesen die Erscheinung der Anlage signifikativ verzögert.

BIBLIOGRAPHIE

BURCHILL. 1967. *Synthesis of RNA and protein in relation to oral regeneration in Stentor coeruleus.* J. exp. zool. 167: 427-438.

DE TERRA. 1964. *Nucleo-cytoplasmic interactions during the differenciation of oral structures in Stentor coeruleus.* Dev. Biol. 10: 269-288.

TARTAR. 1957. *Reactions of Stentor coeruleus to certain substances added to the medium.* Exp. cell. res. 13: 317-332.

— 1958. *Specific inhibition of the oral primordium by formed oral structures in Stentor.* J. exp. zool. 139, 3.

— 1961. *The Biology of Stentor.* Pergamon Press.

— 1966. *Fission after division primordium removal in the ciliate Stentor coeruleus and comparable experiments on reorganizers.* Exp. cell. res. 42: 357-370.

N° 44. **Thomas Labhart** und **Rüdiger Wehner**. — Die Unterschiedsempfindlichkeit für Lichtintensitäten bei *Apis mellifera*[1] (Mit 6 Textabbildungen)

Zoologisches Institut der Universität Zürich

Muster und Formen werden vor allem anhand ihrer Helligkeitsverteilung erkannt, sofern sie nicht deutlich farbig gegliedert sind. Informationen über die Fähigkeit, verschiedene Lichtintensitäten zu unterscheiden, sind daher für die Aufklärung physiologischer Prozesse beim Formensehen von fundamentaler Bedeutung, z.B. für die Bestimmung physiologisch wirksamer Öffnungswinkel einzelner Rastereinheiten. Thema der vorliegenden Arbeit ist es daher, an Bienen, die bezüglich des Formensehens schon gut untersucht sind (zuletzt ANDERSON, 1972; CRUSE, 1972; SCHNETTER, 1972; WEHNER, 1972), die Fähigkeit der Helligkeitsunterscheidung zu testen.

METHODE

Apparatur (Abb. 1): Das Licht einer Xenon-Hochdrucklampe (XBO 450 W, Osram) wird durch 2 Quarzlinsen (Herasil I, Heräus Schott) gebündelt und gelangt

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Kredit Nr. 3.315.70.

An dieser Stelle sei Herrn Prof. Dr. H. Labhart für viele nützliche Ratschläge in technischen Belangen sowie Herrn J. Fischer und Herrn E. Pantke für die Bereitstellung ihrer Messapparaturen herzlich gedankt.

iber 2 Oberflächenspiegel (Alflex A, Balzers AG) auf 2 runde Mattscheiben von
l0 mm Durchmesser (UV-durchlässiges Plexiglas 218, Röhm & Haas). Diese

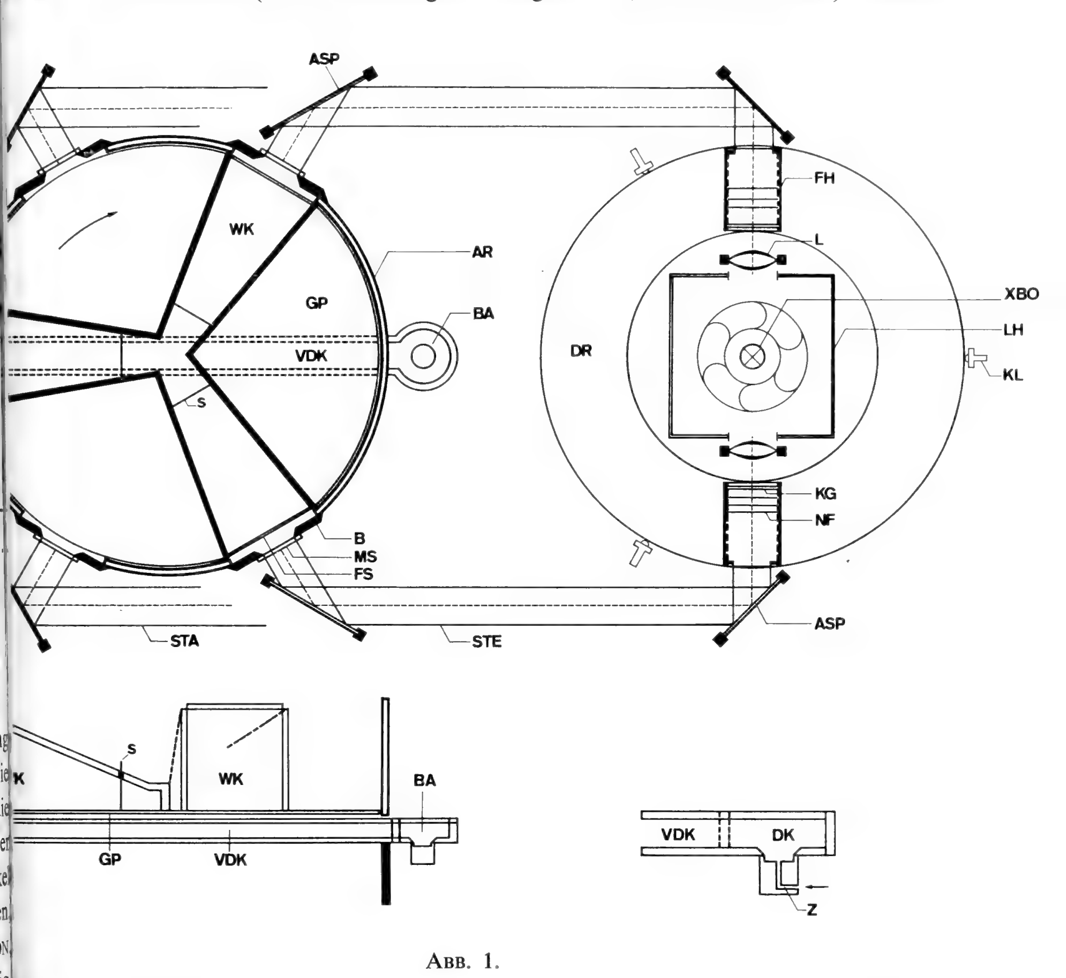


Abb. 1.

'ahl- und Reizapparatur: AR Arena (Plexiglaszylinder); ASP Aluminium-Oberflächenspiegel; Blende; BA Belohnungsapparatur; DK verdunkelte Kammer; EK Eingangskanal; FH Filter-lter; FS Frontscheibe; GP Grundplatte, trägt Y-Kanal; KG Wärmefilter; KL Kugellager; Quarzlinsen; LH Lampenhaus; MS Mattscheiben; NF Neutralfilter; S Schieber; STA, STE rahlengang für verschiedene Spiegelstellungen; VDK Vordressurkanal; WK Wahlkanal (Y- Kanal); Z Zuckerwasserzufuhr

efinden sich am Ende eines Y-Kanals. Durch Verstellung des zweiten Spiegel-aars ist es möglich, wahlweise entweder das eine oder das andere Mattscheiben-aar auszuleuchten. Der Y-Kanal ist in einem aufrecht stehenden Plexiglaszylinder tierbar gelagert. Seine 22 cm langen Schenkel stehen in einem Winkel von 120° ueinander und sind am Ende durch eine Frontscheibe (UV-durchlässiges Plexi-

glas) abgeschlossen. Um Lichtreflexionen an den Innenwänden des aus Plexiglas bestehenden Y-Kanals zu vermeiden, sind diese mit matter, schwarzer Farbe gestrichen. Die Oberseite blieb frei, um Einblick in den Kanal zu erhalten. Zur Ausschaltung von Reflexen wurden hier vertikale Blenden angebracht. In einer Öffnung der Aussenwand beginnend, verläuft ein Plexiglaskanal (Vordressurkanal) unter dem Y-Kanal hinweg und endet in einer zylindrischen Kammer

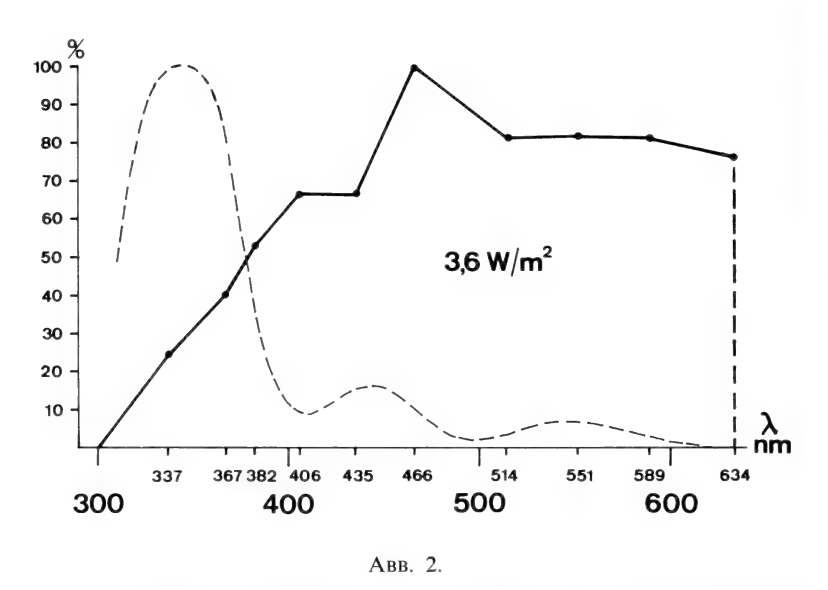


Abb. 2.

●—● Relative spektrale Zusammensetzung des Weisslichtes am Entscheidungspunkt;
– – – relative spektrale Empfindlichkeit der Biene (nach Helversen, 1971)

(Belohnungsapparatur). Am Grunde dieser Kammer ist ein Gefäss mit Zuckerlösung montiert, das mit Hilfe eines Niveaureglers automatisch nachgefüllt wird.

Die Helligkeit der Mattscheiben kann durch Einschieben von Neutralfiltern in den Strahlengang variiert werden, wobei die Position der Filter mit Hilfe eines Drehmechanismus vom einen in den andern Strahlengang gewechselt werden kann.

Lichtmessung: Die relative spektrale Zusammensetzung des für die Tests verwendeten Weisslichtes wurde mit Hilfe einer Selen-Photozelle (11 × 9 mm, Evans Electroselenium LTD), deren genaue spektrale Empfindlichkeit vorher gemessen wurde, und einem Galvanometer (Micrograph BD 5, Kipp & Zonen) von 300 bis 634 nm Wellenlänge bestimmt. Dazu wurde die Photozelle in den Entscheidungspunkt (s. Versuchsablauf) gesetzt, und die spektrale Lichtintensität bei verschiedenen Wellenlängen mittels 10 Interferenzfiltern (Filtraflex-B-40, Filtraflex-R-UV, Balzers AG) gemessen (Abb. 2).

Die absolute Lichtintensität zwischen 300 und 634 nm wurde mit einer compensierten Thermosäule (CA 1, Kipp & Zonen) bestimmt. Sie beträgt maximal 3,6 W/m² (= relative Intensität 1; s. Abb. 4-6).

Die spektrale Transmission der Neutralfilter liess sich mit Hilfe eines Spektrophotometers (Spectronic 505, Bausch & Lomb) messen. Dabei zeigte es sich, dass sie nicht über das ganze Spektrum konstant ist, sondern vor allem im JV oft leichte Abweichungen von den Werten im sichtbaren Bereich auftreten

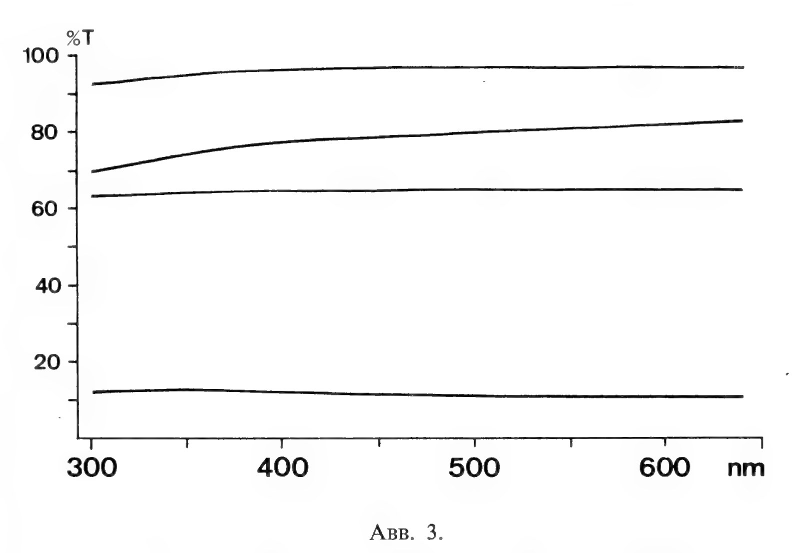


ABB. 3.

Beispiele des spektralen Transmissionsverlaufs der Neutralfilter; Ordinate: Transmissionswerte in Prozenten

Abb. 3). Daher kann eine bestimmte, mittels Thermosäule oder Photozelle emessene Helligkeitsdifferenz nicht der wahren bienensubjektiven Helligkeitsdifferenz entsprechen, da diese Messgeräte nicht die spektrale Empfindlichkeit les Bienenauges aufweisen. Bei der Berechnung der verschiedenen für die Untersuchungen verwendeten Lichtintensitäten wurde diesen unterschiedlichen Transmissionswerten Rechnung getragen. Die bienensubjektive spektrale Helligkeit les Lichtes am Entscheidungspunkt, die sich aus der spektralen Zusammensetzung les Weisslichtes und der spektralen Empfindlichkeit der Biene (nach HELVERSEN 971, Abb. 2) errechnen lässt, muss dabei in Betracht gezogen werden. Durch ine getrennte Berechnung der bienensubjektiven Helligkeit, die ja für die Versuche ausschlagebend ist, für jeden Wellenlängenbereich (Stichproben in ntervallen von 20 nm) aus der jeweiligen Transmission des Neutralfilters und ler entsprechenden spektralen Empfindlichkeit gelangt man trotz der leicht ariablen spektralen Transmission der Neutralfilter zu genauen Intensitätswerten.

Versuchsablauf

Bienen vom 50 m weit entfernten Stock werden direkt ins Labor hineindressiert. Sie gelangen durch die Öffnung in der Aussenwand des Labors in den Vordressurkanal und in die verdunkelte Belohnungsapparatur, wo sie 0,15 m Zuckerlösung angeboten erhalten. Nach dieser Vordressurphase von mindestens zwei Stunden werden einzelne Bienen im Y-Kanal getestet. Durch Aufkippen des beweglichen Eingangskanals (Abb. 1, EK), der jetzt statt zur Belohnungsapparatur in den einen Schenkel des Y-Kanals hineinführt, gelangt eine Versuchsbiene in die Wahlapparatur. Durch eine ähnliche Vorrichtung kann eine Biene auch beim Rücklauf nach Belohnung in der Belohnungsapparatur zum Testen in den Y-Kanal gebracht werden (in Abb. 1 nicht eingezeichnet). Nach Senken der vertikal beweglichen Frontscheibe ist die Biene in der Wahlapparatur eingeschlossen. Wird der Schieber (Abb. 1, S) geöffnet, läuft sie zum Entscheidungspunkt, wo sie gemäss ihrer positiven Phototaxis zwischen den beiden Lichtern wählt. Nach Ankunft am Ende des gewählten Schenkels wird die Mattscheibe verdunkelt und der Y-Kanal in die Testsituation zurückgedreht. Auf diese Weise testet man jede Biene 10 mal. In jeder der hier beschriebenen Versuchsserien wurde eine konstante Intensität I_c einer variablen Intensität I_v gegenübergestellt, jedoch für jede Serie ein neues I_c gewählt. Man testete die Reaktion der Bienen auf 2 bis 6 I_v in jeder Serie, wobei für jedes I_v 50 Wahlen registriert wurden. Um eventuelle Links(l)-Rechts(r)-Asymmetrien der Testapparatur zu kompensieren, wurde die Position von I_c und I_v nach folgendem Schema gewechselt: l, r, l, l, r, l, r, r, l, r.

Ergebnisse

Die Bienen können in zwei verschiedenen physiologischen Situationen getestet werden: erstens sofort nach dem Anflug von aussen; die Bienen erwarten dann von der Vordressur her, Dunkelheit in der Apparatur vorzufinden, werden aber im Test mit relativ starken Lichtern konfrontiert (Situation Einlauf, Strahlengang STE in Abb. 1). Zweitens können die Bienen nach dem Saugen in der Belohnungsapparatur getestet werden. In dieser Situation bevorzugen sie ja ohnehin hohe Lichtintensitäten, versuchen also — biologisch gesprochen — ins Freie zu gelangen (Situation Auslauf, Strahlengang STA in Abb. 1). Es galt daher abzuklären, in welcher Testsituation die Bienen auf Helligkeitsunterschiede empfindlicher reagieren. Zu diesem Zweck wurden die Wahltendenzkurven für STA und STE bei jeweils möglichst identischer konstanter Intensität I_c aufgenommen. Wie Abbildung 4 zeigt, lässt sich kein Unterschied zwischen den ent-

sprechenden Kurven feststellen. Da aus technischen Gründen Versuche in der Einlauf-Situation besser durchzuführen sind, wurde im weiteren nur noch auf diese Weise getestet. Zusätzlich wählten wir für die folgenden Versuche die Werte von I_v so, dass sie Punkte auf dem unteren ($I_v < I_c$) und mittleren, linearen Teil der Wahltendenzkurven ergaben.

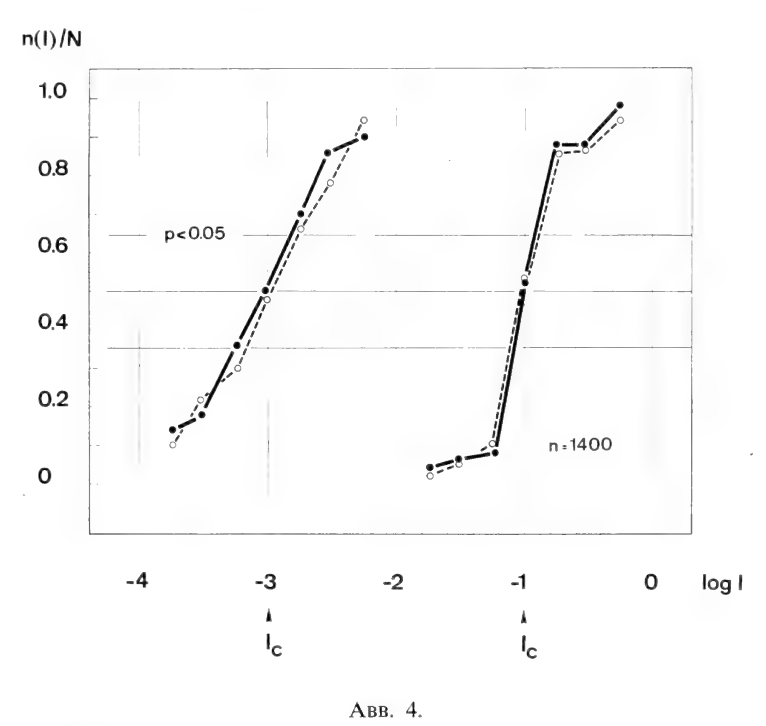


ABB. 4.

Wahltendenzkurven für STA (Ausflug) – – – und STE (Einflug) ——;
Ordinate: Wahlhäufigkeit von I_v

In 5 Serien wurden die Wahltendenzkurven in einem Intensitätbereich von 5 Zehnerpotenzen bestimmt. Die Ergebnisse sind in Abbildung 5 zusammengestellt. Die Kurvenabschnitte ergeben sich durch die Verbindung des Äquivalenzpunktes ($I_v = I_c$) mit dem Schwerpunkt der Testwerte. Bei hohen Lichtintensitäten verläuft dieser Kurvenabschnitt bedeutend steiler als bei tiefen. Daraus folgt, dass die Unterschiedsempfindlichkeit für Lichtintensitäten mit abnehmender Lichtstärke ebenfalls abnimmt. Für die Bestimmung der Unterscheidungsschwelle wurde folgende Methode gewählt: Der Schnittpunkt zwischen dem Kurvenabschnitt und der Vertrauensgrenze für die Reaktion auf $I_v = 50\%$ ($n = 50$, $p = 0{,}05$) ergibt eine kritische Intensität I_{cr}, für die gilt, dass sie mit 95% Wahrscheinlichkeit von I_c unterschieden wird. Damit liefert die Beziehung

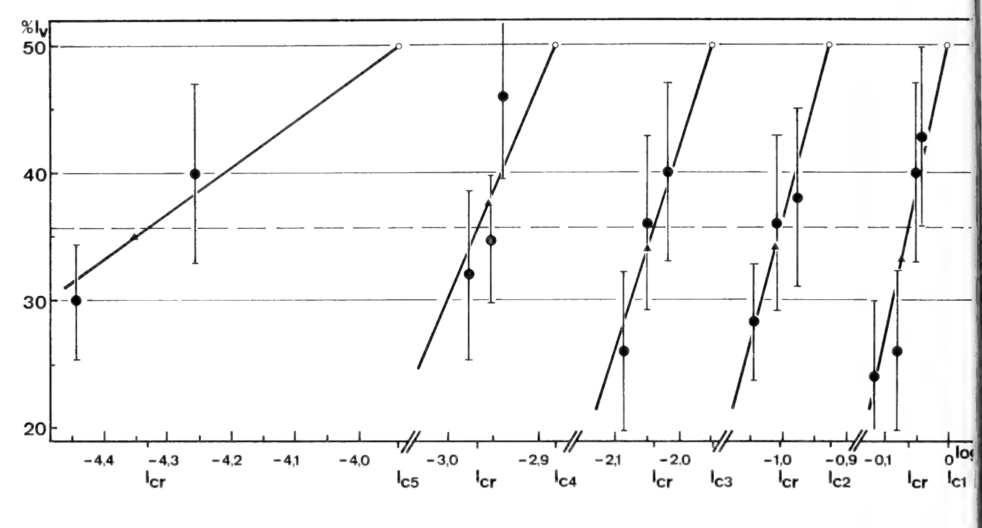


ABB. 5.

Wahltendenzkurven für verschiedene Intensitätsbereiche; Ordinate: Wahlhäufigkeit von I_v; Ic_{1-5} konstante Intensitäten; I_{cr} kritische Intensität; ● Testwerte mit Standardabweichungen; ▲ Schwerpunkt der Testwerte; O Äquivalenzpunkt ($I_v = I_c$)

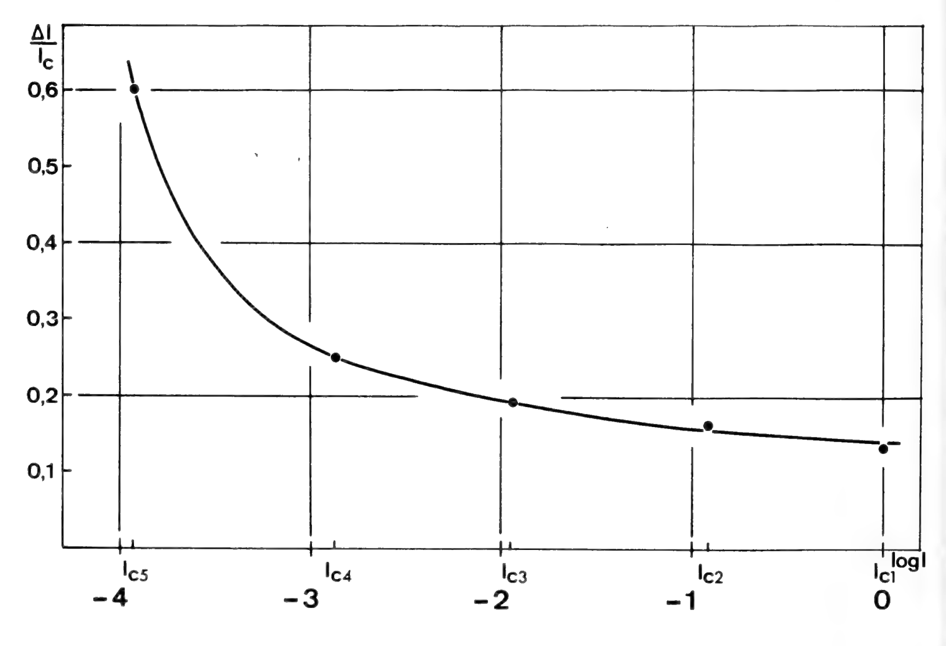


ABB. 6.

Schwellenkurve der Intensitätsunterscheidung

$$\frac{I_c - I_{cr}}{I_c} = \frac{\Delta I}{I_c}$$

ein Mass für die Unterscheidungsfähigkeit bei einem bestimmten I_c. Nach Abbildung 6 steigt die Unterscheidungsschwelle von hohen zu mittleren Intensitäten nur langsam, bei tieferen Intensitäten dagegen steil an. Bei der höchsten verwendeten Intensität (3,6 W/m^2) beträgt der Wert von $\Delta I/I$ 0,135, bei der tiefsten 0,603, d.h. Intensitätsdifferenzen von 13% resp. 60% können können von den Bienen signifikant festgestellt werden.

Diskussion

Der Befund, dass die Reaktion auf zwei Lichter unterschiedlicher Helligkeit beim Ein- wie beim Ausflug aus der Apparatur identisch ist, mag zunächst erstaunen. Nach Jacobs-Jessen (1959) zeigen nämlich Hummeln und Bienen beim Einflug in den Stock negativ-, beim Ausflug dagegen positiv-phototaktisches Verhalten. Man könnte also erwarten, dass die Bienen beim Auslauf zwar das hellere, beim Einlauf aber das dunklere Licht vermehrt wählen. Dabei würden die Steigungen der Wahltendenzkurven umgekehrtes Vorzeichen und eventuell auch verschiedene Absolutwerte aufweisen. Beides trifft jedoch nach Abbildung 4 nicht zu. Dass demnach in beiden Fällen — zudem noch mit gleicher Unterschiedsempfindlichkeit — das hellere Licht bevorzugt wird, beruht wahrscheinlich darauf, dass die Bienen, sobald sie in den ungewohnten, nur schwach bedufteten Y-Kanal hineinkommen, in Fluchtstimmung geraten; dabei reagieren sie nach Jacobs-Jessen (1959) stets positiv phototaktisch.

Anhand optomotorischer Reaktionen erstellte Wolf (1933) eine ähnliche Schwellenkurve der Lichtintensitätsunterscheidung, wie sie in Abbildung 6 gegeben ist. Bei der höchsten verwendeten Intensität erhielt er eine Unterscheidungsschwelle von $\Delta I/I = 0{,}185$. Aus einzelnen Kurven in der Arbeit von Kunze (1961), der mit einem Drehmomentkompensator ebenfalls optomotorische Reaktionen bei der Biene gemessen hat, lässt sich ein entsprechender $\Delta I/I$-Wert von ca. 0,25 errechnen. Beide Autoren scheinen in ähnlichen Intensitätsbereichen wie wir gearbeitet zu haben. Obgleich Fehler in ihrer Lichtmessung nicht auszuschliessen sind, da keiner der beiden Autoren die spektrale Transmission resp. Remission der verwendeten Filter resp. Graukartons gemessen hat (vergl. Lichtmessung), sind ihre Werte doch mit den hier genannten vergleichbar.

Die mathematische Aufklärung der Schwellenkurven-Funktion steht noch aus.

Bei Fliegen fanden Fermi und Reichardt (1963) mit Hilfe einer ähnlichen Apparatur wie Kunze Werte von $\Delta I/I < 0{,}02$. An die vorliegenden Versuche

anschliessende Dressurexperimente werden möglicherweise abklären, ob auch Bienen so kleine Intensitätsdifferenzen wie Fliegen wahrzunehmen vermögen. Unter Dressurbedingungen kann nämlich die Motivation zur Unterscheidung zweier Reize stark erhöht werden, so dass die maximale Unterscheidungsfähigkeit möglicherweise erst dann zum Ausdruck kommt.

Zusammenfassung

Mit Hilfe einer Zweifachwahlapparatur wurde die phototaktische Spontantendenz auf zwei Leuchtscheiben verschiedener Helligkeit getestet. Besonderer Wert wurde dabei auf eine exakte spektrale Analyse des „Weisslichtes" gelegt und mit der spektralen Empfindlichkeit des Bienenauges in Beziehung gesetzt. Die Empfindlichkeit der Helligkeitsunterscheidung hängt nicht von der Testsituation ab (Einlauf in die Apparatur oder Auslauf nach Belohnung, d.h. Hin- oder Rückflug.). Die Intensitätsunterscheidungsschwelle wurde in einem Intensitätsbereich von 5 Zehnerpotenzen bestimmt: sie beträgt $\Delta I/I = 0{,}135$ bei der höchsten, $\Delta I/I = 0{,}603$ bei der tiefsten geprüften Intensität.

Summary

The phototactic attractivity of two light screens of different brightness has been examined by means of a binary choice apparatus. The spectral components of the white light used in the experiments was especially considered to be important and related to the spectral sensitivity of the honey bee's eye. The sensitivity to differences in intensity has been found to be the same in a bee entering the apparatus (before being rewarded) as in a bee leaving the apparatus. The intensity discrimination threshold over a range of five powers of ten has been determined: $\Delta I/I = 0.135$ at the highest, 0.603 at the lowest intensity used.

Résumé

L'attractivité de deux lumières d'intensité différente a été examinée dans un tube en Y. On attachait de l'importance à une analyse spectrale exacte de la lumière « blanche » et la mettait en rapport à la sensibilité spectrale de l'abeille. On trouve que la sensibilité à des différences d'intensité est la même pour une abeille entrant dans l'appareil de l'extérieur que pour une abeille sortant après avoir été récompensée. Le seuil de la distinction d'intensité dans un champ de

cinq unités logarithmiques a été déterminé: $\Delta I/I = 0{,}135$ à la plus haute, 0,603 à la plus basse intensité.

LITERATUR

ANDERSON, A. 1972. *The ability of honey bees to generalize visual stimuli.* Proc. Symp. *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods.* Berlin, Heidelberg, New York (Springer): 207-212.

CRUSE, H. 1972. *A qualitative model for pattern discrimination in the honeybee.* Proc. Symp. *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods.* Berlin, Heidelberg, New York (Springer): 201-206.

FERMI, G. und W. REICHARDT. 1963. *Optomotorische Reaktionen der Fliege Musca domestica.* Kybernetik 2: 15-28.

JACOBS-JESSEN, U. F. 1959. *Zur Orientierung der Hummeln und einiger anderer Hymenopteren.* Z. vergl. Physiol. 41: 597-641.

HELVERSEN, O. von. 1971. *Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene.* Dissertation der Naturwiss. Fakultät der Universität Freiburg i. Br.

KUNZE, P. 1961. *Untersuchungen des Bewegungssehens fixiert fliegender Bienen.* Z. vergl. Physiol. 44: 656-684.

SCHNETTER, B. 1972. *Training experiments in pattern recognition in bees.* Proc. Symp. *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods.* Berlin, Heidelberg, New York (Springer): 195-200.

WEHNER, R. 1972. *Pattern modulation and pattern detection in the visual systems of Hymenoptera.* Proc. Symp. *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods.* Berlin, Heidelberg, New York (Springer): 183-194.

WOLF, E. 1933. *The visual intensity discrimination of the honey bee.* J. gen. Physiol. 16: 407-422.

N° 45. **C. Loumont** et **H. R. Kobel.** — Phénotypes matroclines des hybrides réciproques entre *Xenopus fraseri* (Boulenger) et *Xenopus muelleri* (Peters). (Avec 6 figures)

Station de Zoologie expérimentale et Laboratoire de Génétique animale et végétale, Université de Genève.

L'hybridation interspécifique offre non seulement la possibilité de démontrer le degré de similarité génétique entre espèces, mais concerne aussi bien les problèmes de régulation génétique. Outre les cas où on retrouve chez l'hybride interspécifique viable, tous les caractères morphologiques et moléculaires typiques des espèces parentales, prouvant l'activité génétique des deux génomes, il existe

de multiples exemples montrant exclusivement la présence de certainsenzymes, soit paternels, soit maternels, ce qui semble indiquer une activation préférentielle d'allèles provenant de l'un ou l'autre des parents. (OHNO, 1969; JOHNSON et al., 1971; WRIGHT et al., 1971; WHITT et al., 1972).

Sur le plan morphologique, l'expression préférentielle de phènes caractéristiques de l'une des deux espèces parentales est généralement liée à une dominance qui s'observe par la manifestation de tels caractères particuliers chez les deux hybrides réciproques. Moins nombreux, quoique bien connus, sont les exemples d'une divergence marquée entre les hybrides réciproques. Les deux combinaisons réciproques entre *X. fraseri* et *X. muelleri* que nous avons réalisées, montrent des effets maternels prononcés. Ce cas nous semble particulièrement intéressant pour de nombreuses possibilités d'analyses expérimentales réalisables chez les batraciens.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les animaux des espèces parentales proviennent directement d'Afrique: *X. fraseri* de Foulassi (Cameroun), *X. muelleri* de Ifakara (Tanzanie). L'accouplement hétérospécifique n'étant qu'exceptionnellement réalisable, les hybrides réciproques ont été obtenus par fécondation artificielle en modifiant la technique de Blackler (1970). Pour déclencher la ponte, les femelles *X. fraseri* et *X. muelleri* reçoivent respectivement 70 U.I. et 200 U.I. de Pregnyl (Organon) en deux injections intramusculaires. Les œufs pondus au sec sont fécondés en les touchant avec des tranches de testicules de mâles préalablement conditionnés par l'administration d'hormones gonadotropes. Le développement se fait dans l'eau déchlorée. Le taux d'œufs ainsi fécondés est supérieur à celui obtenu avec des œufs fraîchement pondus dans l'eau, puis fécondés aussi artificiellement ou avec une suspension de spermatozoïdes. De plus, cette méthode de fécondation artificielle offre la possibilité de recevoir, simultanément, à partir du même testicule, un grand nombre d'embryons témoins de l'espèce paternelle.

RÉSULTATS

Dans les deux croisements interspécifiques le taux de fécondation d'environ 5%, déterminé au stade 13/15 (NIEUWKOOP and FABER, 1967), est très faible. En comparaison, les croisements intraspécifiques ont donné 40% et 70% d'embryons pour *X. fraseri* et *X. muelleri* respectivement. Seulement 20 à 30% des hybrides parviennent au stade adulte. La létalité intervient surtout à l'éclosion. Bien que le succès de reproduction soit très variable, attribué dans nos expériences à la qualité des œufs pondus (MIKAMO, 1961), ce résultat semble nous indiquer l'exis-

tance d'une forte incompatibilité entre les deux espèces de *Xenopus* concernant le mécanisme de fécondation.

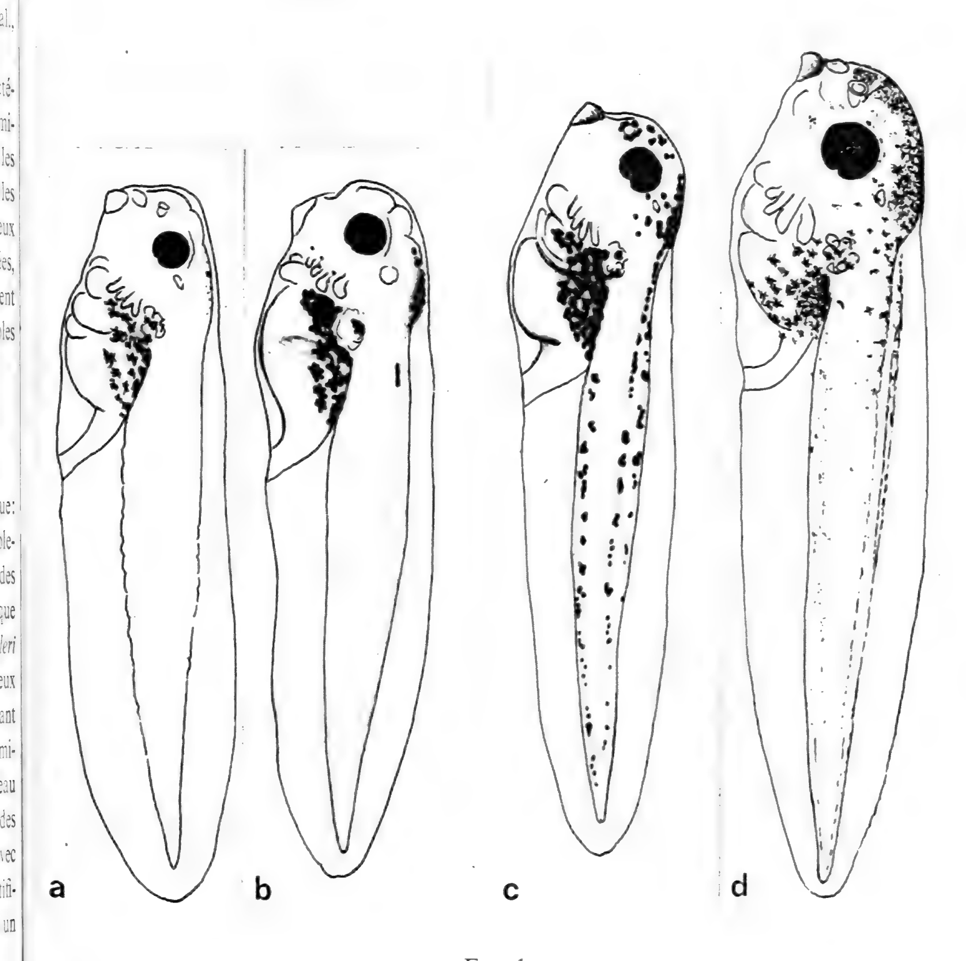


FIG. 1.

Têtards (stade 42) de *X. fraseri* et *X. muelleri* et de leurs hybrides réciproques. Répartition des ménalophores: *a)* M × M; *b)* M × F; *c)* F × M; *d)* F × F. Grossissement × 18.

A) PHÉNOTYPES DES EMBRYONS ET DES TÊTARDS (voir Tab. I).

Parmi les caractères morphologiques distinctifs, trois montrent une expression entièrement matrocline. (fig. 1 et 2).

1) Stade d'apparition des premiers mélanophores sur la queue: Pour les croisements avec ♀ *X. muelleri* st. 43, pour les croisements avec ♀ *X. fraseri* st. 39.

2) Répartition des mélanophores sur le têtard au stade 42: Pour les croisements avec ♀ *X. muelleri*, peu sur la tête et aucun sur la queue; pour les croisements avec ♀ *X. fraseri*, nombreux sur la tête et plusieurs sur la queue.

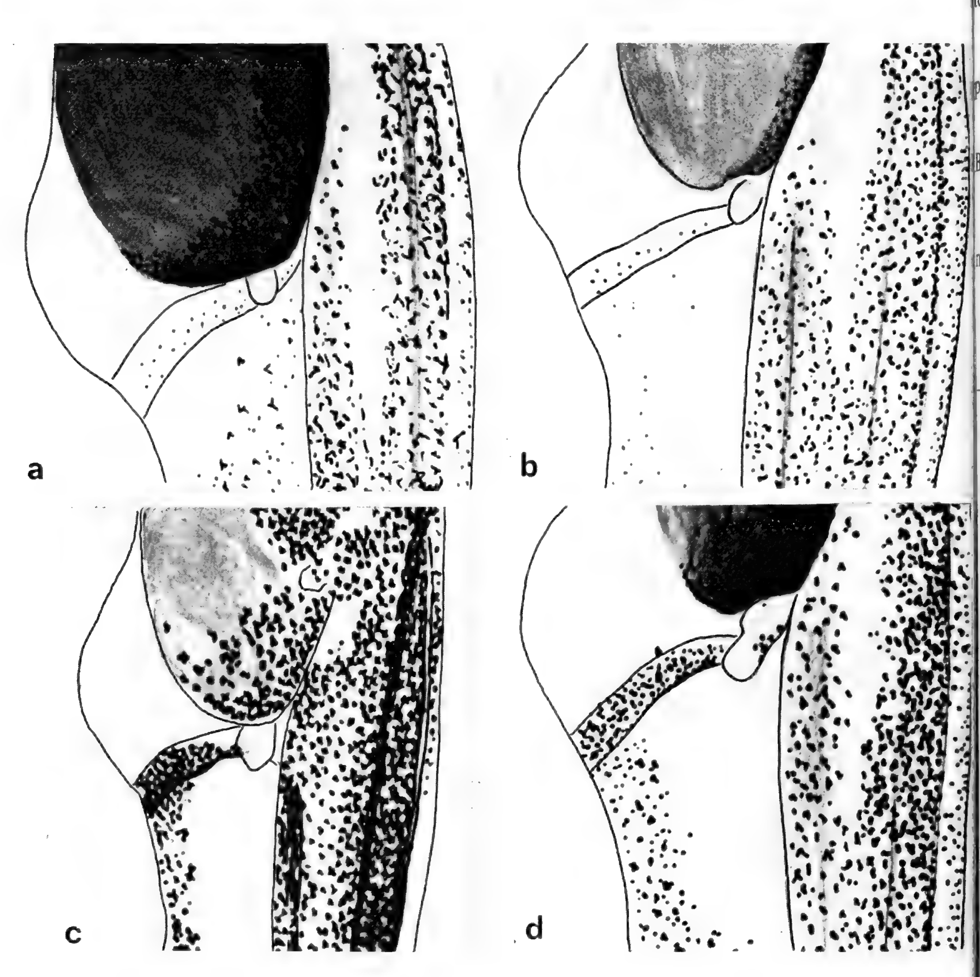


FIG. 2.

Répartition des mélanophores sur le tube anal au stade 50/52.
a) M × M (st. 50); *b)* M × F (st. 50); *c)* F × F (st. 51). *d)* ; F × M (st. 52)
Grossissement × 9.

3) Stade où les mélanophores couvrent tout le tube anal: Pour les croisements avec ♀ *X. muelleri* st. 53; pour les croisements avec ♀ *X. fraseri*, st. 50.

Quatre autres caractères montrent une forte influence maternelle:

4) Stade de disparition de la couleur de la ventouse,

5) Stade d'apparition des premiers mélanophores sur le tube anal,

6) Stade de disparition des deux plages sans mélanophores, face dorsale du êtard,

7) Stade où la mœlle épinière devient invisible par migration des mélano- phores, face dorsale du têtard.

3) PHÉNOTYPE DES JEUNES MÉTAMORPHOSÉS (voir Tab. I).

Les jeunes métamorphosés de *X. fraseri* et de *X. muelleri* se distinguent nettement.

a) Métamorphosés de mère *X. muelleri* (fig. 3 *a*, *b*)

— De couleur quelconque jaune verdâtre, ce sont les plus gros et les plus robustes des métamorphosés.

TABLEAU I

Caractères distinctifs des têtards et des jeunes métamorphosés

Caractères	Croisements [1]			
	M♀ × M♂	M♀ × F♂	F♀ × M♂	F♀ × F♂
Disparition de la couleur de ventouse	st. 39	st. 39	st. 39/45	st. 42/47
1ers mélanophores sur la queue .	st. 43	st. 43	st. 39	st. 39
1ers mélanophores sur le tube anal	st. 50	st. 50	st. 48	st. 45
Tube anal couvert de mélano- phores	st. 53	st. 53	st. 50	st. 50
Disparition plages sans mélano- phores	st. 61	st. 60	st. 54	st. 50
Taches dorsales du métamor- phosé	fig. 3 *a*, *b*	type M	type F+(M)	fig. 3 *c*, *d*
Taches sur membres du méta- morphosé	fig. 3 *a*, *b*	type M	type F+M	fig. 3 *c*, *d*
4e ongle.	—	—	+	+

[1] M = *Xenopus muelleri*, F = *X. fraseri*.

— Les membres portent de nombreuses taches foncées; le dos est parsemé de 7 à 12 taches arrondies.
— Le préhallux est proéminent et ne porte pas d'ongles.

Tous ces caractères s'expriment aussi bien chez l'hybride que chez *X. muelleri*

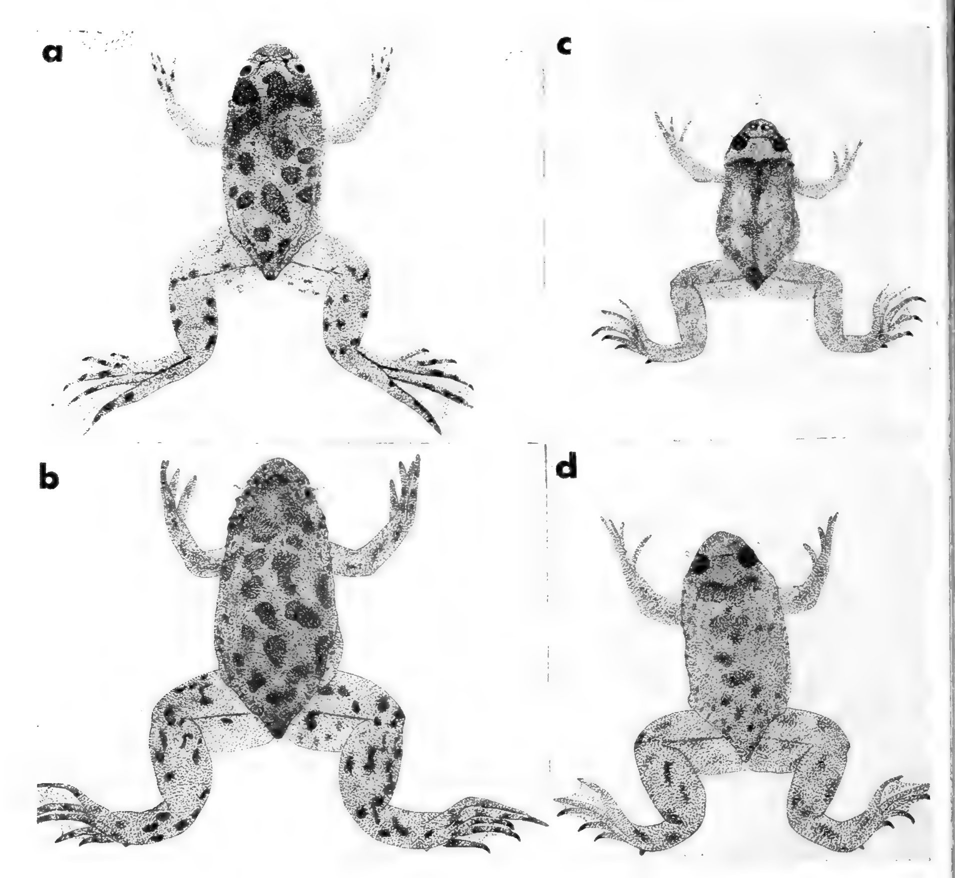


Fig. 3.
Les jeunes métamorphosés.
a) M × M; *b)* M × F; *c)* F × F; *d)* F × M.
Grossissement × 1,3.

b) Métamorphosés de mère *X. fraseri* (fig. c, d)

— Ils sont délicats, de couleur généralement ocre ou rosée, surtout sur les côtés de l'abdomen. Il en est de même pour l'hybride.
— Une tache transversale en arrière des yeux est toujours visible, même chez l'hybride. Souvent une longue tache longitudinale ou 2 à 3 petites taches sont visibles sur le dos. L'hybride par contre, montre 5 à 7 petites taches, soit F+(M); voir Tableau I.

- Il n'y a pas de tache sur les membres *X. fraseri*; mais l'hybride en montre quelques unes, soit F+M; voir Tableau I.
- Chez cette espèce, un ongle corné recouvre le préhallux. Ce 4e ongle est présent aussi chez l'hybride.

C) Phénotype des adultes (voir Tab. II).

En raison de la possibilité de changement de la couleur et du dessin, due à l'illumination, les animaux ont été observés dans des conditions d'éclairage identiques.

Tableau II

Caractères distinctifs des adultes de X. fraseri, X. muelleri *et de leurs hybrides réciproques*

Caractères		Croisements			
		M♀ × M♂	M♀ × F♂	F♀ × M♂	F♀ × F♂
Coloration générale sombre		+	+	—	—
Taches dorsales		fig. 4 *a, c*	type M	type (F)	fig. 5 *a, c*
Taches sur membres		fig. 4 *a, c*	type M	type F+M	fig. 5 *a, c*
Taches sur cuisses et ventre		+	+	—	—
Cuisses jaunes		+	+	—	—
Mélanophores sur les tentacules		+	+	—	—
Mélanophores sur les palmes		+++	+++	(+)	(+)
Œil saillant		+	+	+	—
Longueur tentacules	*a*	0,24	0,30	0,24	0,17
Diamètre de l'iris	*b*	2,6	2,9	2,4	2,2
	c	3,9	4,2	3,4	3,1
Longueur des bras	*d*	1	1,1	1	0,8
	e	3	3	3	2,2
Longueur des jambes	*f*	2	2,4	2,4	1,7
	g	6	6,7	6,5	5

a) Longueur des tentacules/longueur totale
b) Diamètre de l'iris/distance entre pupilles
c) Diamètre de l'iris/distance entre orbites
d) Longueur des doigts/distance entre pupilles
e) Longueur des bras/distance entre pupilles
f) Longueur des orteils/distance entre pupilles
g) Longueur des jambes/distance entre pupilles.

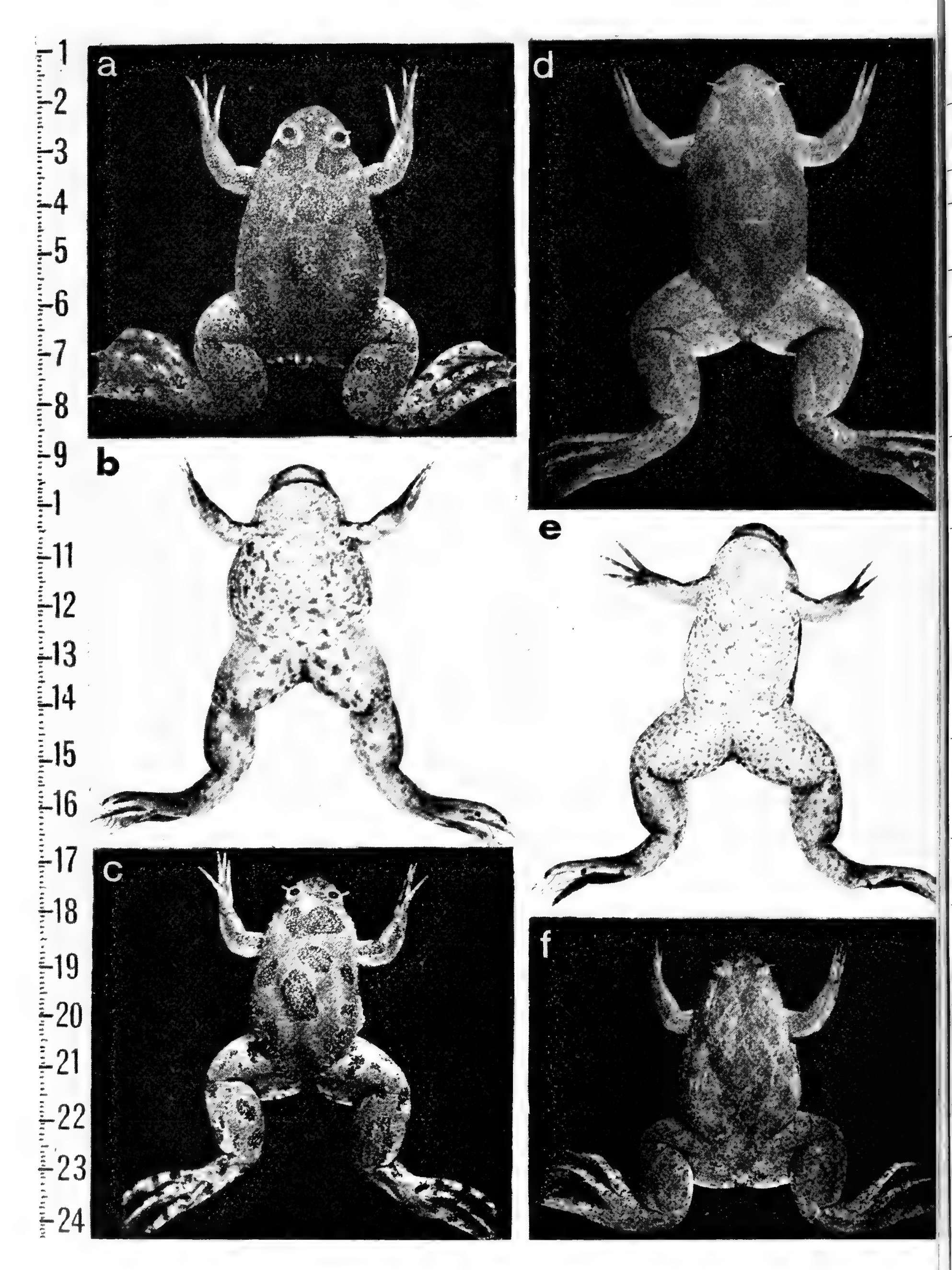


Fig. 4.

Les adultes *X. muelleri* et leurs hybrides avec ♂ *X. fraseri*:
a) et *b)* femelle *X. muelleri* dorsal et ventral; *c)* mâle *X. muelleri* dorsal;
d) et *e)* femelle hybride. M × F; *f)* mâle hybride.

a) Les adultes de mère *X. muelleri* (fig. 4 *a*, *b*, *c* et *d*, *e*, *f*)

— Gris argile ou vert, *X. muelleri* a une coloration moyenne souvent très sombre (surtout les jeunes adultes). Les hybrides sont aussi vert sombres.
— La ligne de la tête n'est pas brisée et le museau a une belle forme arrondie.
— Les yeux sont larges, surtout globuleux car très en saillie hors de la tête; l'iris, couverte de guanophores est dorée (fig. 6 *a*, *b*).
— Sur le dos, les 5 à 8 taches rondes sont à peine visibles chez nos *X. muelleri* importés d'Afrique, mais très nettes chez les adultes élevés au laboratoire.
— Les membres sont couverts de larges taches; les phalanges sont très longues, et le 5e orteil est large et robuste. La palme qui relie les phalanges est épaisse, jaunâtre et ses mélanophores, larges, sont nombreux et réunis en amas.
— Les tentacules sous-oculaires sont couverts de mélanophores (fig. 6 *e*, *f*.).

Tous ces phénes sont également présents chez les hybrides.

— *X. muelleri* montre des cuisses jaunes toujours tachetées et un ventre blanc souvent tacheté. Le phénotype de l'hybride est semblable; son ventre est toujours tacheté.

b) Les adultes de mère *X. fraseri* (fig. 5 *a*, *b*, *c*, et *d*, *e*)

— Gris-brun, *X. fraseri* a une coloration claire ou moyenne mais jamais très sombre. Les hybrides sont gris verdâtres, toujours clairs. En arrière de l'œil, la ligne de la tête est brisée et forme un angle obtus, chez *X. fraseri* et l'hybride.
— Les yeux sont petits, en relief, mais bien enchâssés dans la tête (fig. 6 *c*, *d*.). L'œil de l'hybride présente ces caractères mais est plus globuleux.
— La tache transversale en arrière des yeux s'estompe ou non chez les *X. fraseri* adultes; elle a disparu chez tous les hybrides. Leurs 3 à 5 taches à peine visibles sont éparses sur leurs dos, situation symbolisée par (F) dans le Tableau II.
— Les membres de *X. fraseri* portent de fines taches vermiculées. De même chez l'hybride, mais il présente en plus quelques larges taches de type paternel, d'où F+M.
— Les phalanges des 5 orteils sont plutôt minces et de longueur plus petite que chez *X. muelleri*; la palme qui les relie est fine et couverte de petits mélanophores peu nombreux.
— Le ventre et les cuisses sont immaculés chez *X. fraseri* et l'hybride.
— Notons encore l'absence de mélanophores sur les tentacules sous-occulaires (fig. 6 *g*, *h*) et la présence d'un 4e ongle corné.

De tous ces caractères distinctifs, certains sont plus responsables de l'impression générale que donne le phénotype: la forme du corps, la pigmentation générale

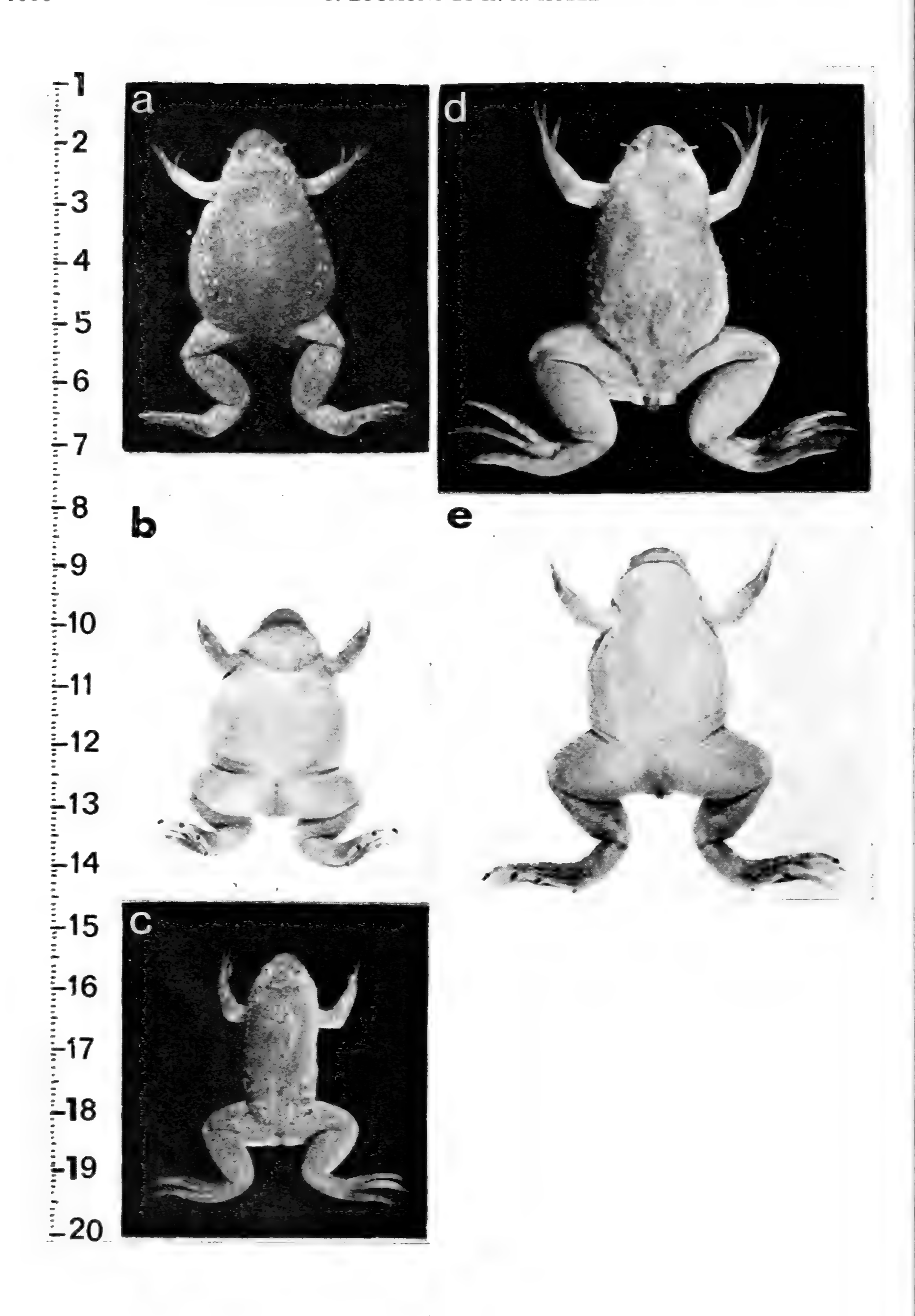


FIG. 5.

Les adultes *X. fraseri* et leurs hybrides avec ♂ *X. muelleri*.
a) et *b)* femelle *X. fraseri*, dorsal et ventral; *c)* mâle *X. fraseri* dorsal; *d)* et *e)* femelle hybride F × M.

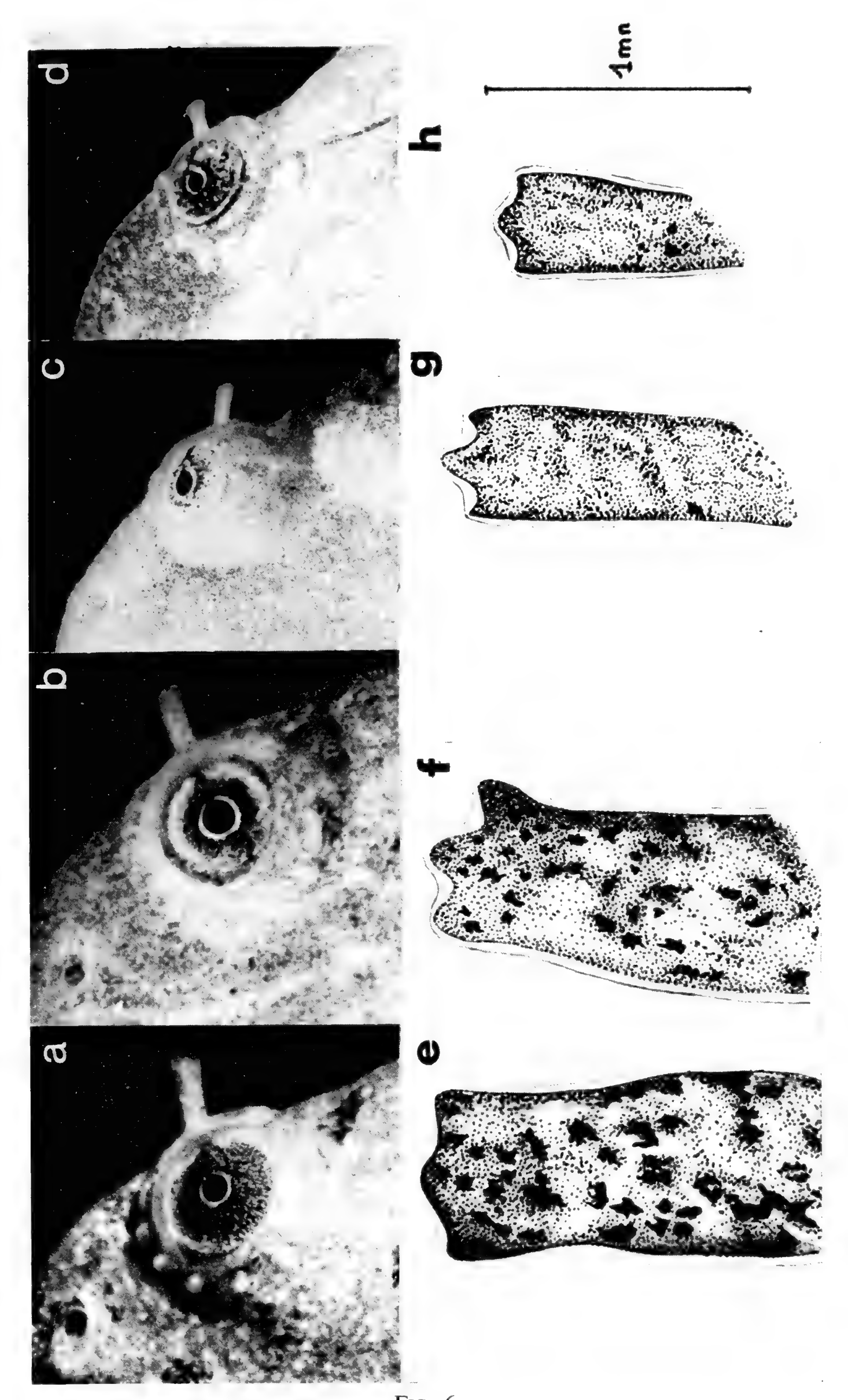


FIG. 6.

Les yeux et les tentacules sous-oculaires.
a) et *e)* M × M; *b)* et *f)* M × F; *c)* et *g)* F × M; *d)* et *h)* F× F.
Grossissement × 7.

sombre ou claire et la netteté des taches dorsales et ventrales, ainsi que l'aspec globuleux des yeux.

Pourtant à première vue, les hybrides F ♀ × M ♂ sont moins semblables à *X. fraseri* que ne le sont les hybrides M ♀ × F ♂ par rapport à *X. muelleri*. En effet, les hybrides F ♀ × M ♂ présentent pour plusieurs caractères un mélange des caractères parentaux, chez les adultes comme chez les têtards et les jeunes métamorphosés. Au contraire, les hybrides M ♀ × F ♂ sont très semblables à *X. muelleri*.

Quant aux proportions, on remarque chez les hybrides des indices intermédiaires ou même des signes de luxuriance, particulièrement en ce qui concerne la longueur des tentacules et des extrémités postérieures.

Discussion

Cet exemple de ressemblance étroite avec le phénotype morphologique de l'espèce maternelle, chez l'hybride réciproque entre *X. fraseri* et *X. muelleri*, fait jaillir une fois de plus les problèmes de régulation génétique. Etant donné que les mécanismes génétiques de la morphogenèse restent encore obscurs, on pourrait tenter d'expliquer ces effets maternels par analogie avec des cas d'activité enzymatique exclusivement matrocline (Castro-Sierra et Ohno, 1968). Même là, il est inconnu à quel niveau (transcription, traduction ou fonctionnement) et par quel mécanisme (gènes régulateurs, spécificité du répresseur ou de l'activateur, compétition, etc.) la répression ou la non-activation interviennent.

Parmi les quelques caractères morphologiques d'une expression purement matrocline décrits dans ce travail, l'apparition de mélanophores en diverses parties du têtard se prête à de futures analyses par des méthodes de l'embryologie expérimentale classique et de la transplantation nucléaire, entre autre.

La formation d'ongles sur le préhallux, dominante dans tous les croisements interspécifiques, soit à partir des femelles ou des mâles *X. fraseri* avec plusieurs autres espèces de *Xenopus*, n'est supprimée que chez les hybrides de mère *X. muelleri*, malgré le préhallux très proeminent de cette espèce. Par contre, le préhallux étant peu développé chez les sous-espèces de *X. laevis*, leurs hybrides avec *X. fraseri* montrent néanmoins des préhallux armés d'ongles. Il est difficilement imaginable, que de tels caractères, dont la formation n'intervient qu'après la métamorphose, soient soumis à une prédétermination: vraisemblablement leur expression est réglée au cours de l'ontogénie et dépend d'informations génétiques zygotiques.

Remerciements

Nous tenons à remercier le professeur M. Fischberg pour l'intérêt soutenu qu'il a porté à ce travail et M. P. Grutter pour le travail photographique.

ZUSAMMENFASSUNG

Die reziproken Bastarde zwischen *X. fraseri* und *X. muelleri* zeigen eine ausgeprägte matrokline Merkmalsausbildung für mehrere embryonallarval, juvenile und adulte Eigenschaften, wie: Erscheinen der ersten Melanophoren in verschiedenen Arealen, Grundfärbung und Fleckenmuster, Grösse und Form der Augen. In den Körperproportionen sind die Bastarde eher intermediär, oder lassen Anzeichen von Luxurieren erkennen (subokulare Tentakel, hintere Extremitäten). Auffallend ist das Fehlen der Prähalluxkralle bei den Bastarden *X. muelleri* × *X. fraseri*. Diese Struktur ist typisch für *X. fraseri* und erweist sich als dominantes Merkmal in Bastardkombinationen mit anderen *Xenopus*-Arten, welche ebenfalls keine solche vierte Kralle haben.

SUMMARY

Reciprocal hybrids between *X. fraseri* and *X. muelleri* show a strongly marked matrocline expression of several characters, e.g., time of apparition of melanophores on various body parts, ground-colour, pigment pattern, size and shape of the eyes. On the other hand, the hybrids tend to be intermediate in certain characters of body proportion, or may even show signs of luxuriance, like in the length of the subocular tentacle and of posterior extremities. A striking feature is the absence of the fourth claw on the prehallux in the hybrid combination *X. muelleri* × *X. fraseri*. A clawed prehallux is typical for *X. fraseri* and proved to be dominant in hybrids between *X. fraseri* and several other *Xenopus* species, which lack an armed prehallux.

BIBLIOGRAPHIE

BLACKLER, A. W. 1970. *The integrity of the reproductive cell line in the Amphibia.* Pp. 57-87 in: Current Topics in Developmental Biology; A. Moscona, A. Monroy, editors. Academic Press, New York.

CASTRO-SIERRA, E. and S. OHNO. 1968. *Allelic inhibition at the autosomally inherited gene locus for liver alcohol dehydrogenase in chicken-quail hybrids.* Biochem. Genet. 1: 323-335.

JOHNSON, K. E. and V. M. CHAPMAN. 1971. *Expression of paternal genes during embryogenesis in the viable hybrid amphibian embryo Rana pipiens × Rana palustris. Electrophoretic analysis of five enzyme systems.* J. Exp. Zool. 178: 313-318.

MIKAMO, K. 1961. *Overripeness of the egg in Xenopus laevis Daudin.* cité dans: Witschi, E. and R. Laguens. 1963. Dev. Biol. 7: 605-616.

Nieukoop, P. D. and J. Faber. 1967. *Normal table of Xenopus laevis (Daudin).* North Holland Publishing Co., Amsterdam.

Ohno, S. 1969. *The preferential activation of maternally derived alleles in development of interspecific hybrids.* Wistar Inst. Symp. Monograph No. 9: 137-150.

Whitt, G. S., P. L. Cho and W. F. Childers. 1972. *Preferential inhibition of allelic isoenzyme synthesis in an interspecific Sunfish hybrid.* J. Exp. Zool. 179: 271-282.

Wright, D. A. and S. Subtelny. 1971. *Nucleolar and cytoplasmic contributions to dehydrogenase phenotypes in hybrid frog embryos.* Dev. Biol. 24: 119-140

N° 46. **P. Lüps, A. Neuenschwander** und **A. Wandeler.** — Gebissentwicklung und Gebissanomalien bei Füchsen (*Vulpes vulpes* L.) aus dem schweizerischen Mittelland.

(Mit 3 Textabbildungen und 1 Tafel)

Naturhistorisches Museum Bern und Vet. bakt. Institut der Universität Bern

Im Rahmen der Tollwutprophylaxe wurden in den letzten Jahren in verschiedenen Regionen unseres Landes Reduktionen der Fuchsbestände angestrebt. Wegen der intensivierten Fuchsabschüssen durch bernische Jagdpolizeiorgane war es dem Naturhistorischen Museum Bern möglich, seine Schädelsammlung beträchtlich zu vergrössern. Dieses Material wird in eine grössere Untersuchung über den Rotfuchs miteinbezogen, wobei vorliegende Arbeit einen Überblick über Gebissentwicklung und Gebissanomalien vermitteln soll.

Die Literatur über die Entwicklung des Canidengebisses ist nicht sehr umfangreich. Berücksichtigt wird hier in erster Linie die ausführliche Arbeit von Seiferle und Meyer (1942) über den Deutschen Schäferhund, die Beschreibung der Gebissentwicklung von drei aufgezogenen Rotfüchsen von Linhart (1968) und die an Silberfüchsen gewonnenen Daten von Gauss (1939).

Gebiss- und Zahnanomalien wurden verschiedentlich systematisch beschrieben. Aus neuerer Zeit stammen Arbeiten über Wildhunde von Boessneck (1955), Mohr (1961), Fleischer (1967) u.a., über solche bei Füchsen berichten Rantanen und Pulliainen (1970), Boessneck (1955) und Reinwaldt (1962). Inwieweit Abnormitäten als Begleiterscheinungen der Domestikation zu werten sind, wird von vielen Autoren (Agduhr 1921, Hauck 1926, Meyer 1941, Mooser 1958 u.a.) diskutiert.

Material

Die Schädel stammen aus dem schweizerischen Mittelland (vorwiegend Kanton Bern) und wurden grösstenteils in den Jahren 1967 bis 1971 gesammelt und präpariert (Coll. Naturhist. Museum Bern) [1]. Die Jungtiere wurden in erster Linie zur Reduktion der Fuchsbestände abgeschossen, einige sind Unfalltiere. Die Altersbestimmung erfolgte auf Grund von Sektionsbefunden, Zahnstruktur und -abschliff und Schädelmerkmalen (weitere Daten zu diesen Tieren werden später veröffentlicht). Es wurden drei Gruppen gebildet: 126 Welpen (aus den Monaten Mai bis August), 326 Jungfüchse (bis 17 Monate alt) und 164 Alttiere (ohne weitere Unterteilung).

Das Normalgebiss des Rotfuchses

Als Vertreter der Familie Canidae besitzt der adulte Rotfuchs ein aus 42 Zähnen bestehendes Normalgebiss:

$$\frac{I^1\ I^2\ I^3\ C\ P^1\ P^2\ P^3\ P^4\ M^1\ M^2}{I_1\ I_2\ I_3\ C\ P_1\ P_2\ P_3\ P_4\ M_1\ M_2\ M_3} = 42$$

(I = *Incisivi*, Schneidezähne, C = *Caninus*, Eckzahn, P = *Praemolares*, Vorbackenzähne, M = *Molares*, Backenzähne) [2].

Eine genaue Beschreibung des Canidengebisses und der einzelnen Zähne geben SEIFERLE und MEYER (1942) für den Deutschen Schäferhund, so dass hier auf eine entsprechende Erläuterung für den Fuchs verzichtet werden kann. Mit der Frage des Zahnschlusses befasst sich MOHR (1961) eingehend.

Gebissentwicklung (Milchgebiss, Zahnwechsel)

Untersucht wurden 126 Welpen aus den Monaten Mai bis August, wobei sich keine Geschlechtsunterschiede feststellen liessen.

1. *Das Milchgebiss* (Abb. 1)

Im Mai besitzen 86% der 45 untersuchten Welpen ein vollständiges Milchgebiss. Von 90 zu erwartenden I^1 fehlen deren 6, ferner fehlen je 2 von I^2, I^3, I_1, und I_3 (ausgefallen ?).

[1] Dank schulden wir Herrn W. Eschler für seine Ratschläge und technische Hilfe.

[2] Der Eckzahn im Canidengebiss wird auch als Fangzahn, der obere vierte Prämolar und der untere erste Molar als Reisszahn bezeichnet.

Im Juni sind die ersten Inzisiven in rund 60% der Fälle bereits verloren; im Juli fehlen alle. Am längsten bleiben der Eckzahn und dritte Prämolar im Oberkiefer, sowie der untere vierte Prämolar erhalten (im August bei 20% der Welpen).

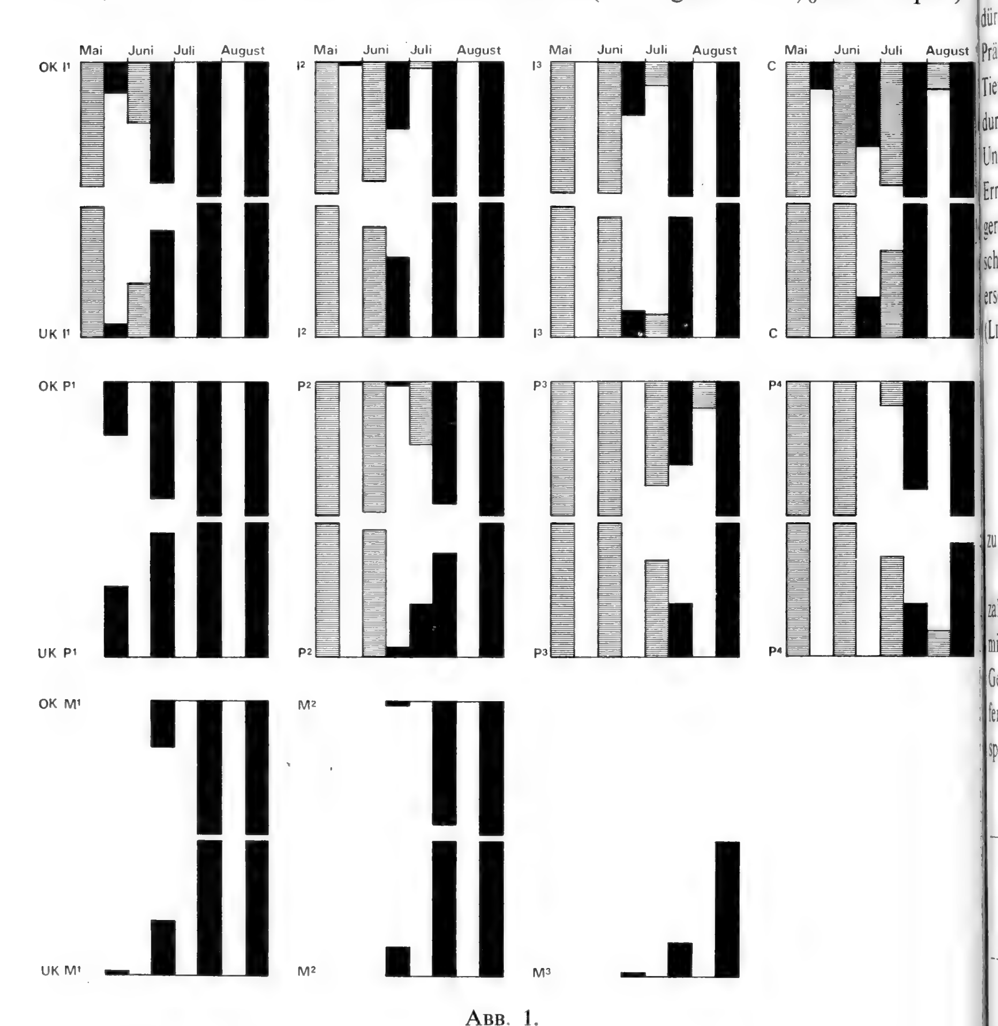


ABB. 1.

Abbau des Milchgebisses (schraffiert) und Entwicklung des Ersatzgebisses (schwarz) bei 126 Welpen aus den Monaten Mai bis August.

2. *Der Zahnwechsel* (Abb. 1)

Da am mazerierten Schädel der Zahn in vielen Fällen bereits sichtbar ist, wenn er noch tief im Kiefer steckt, bewerteten wir das Überragen des Alveolarrandes durch die Zahnspitze als Kriterium für sein Erscheinen.

Der Zahnwechsel zieht sich beim untersuchten Material über mehrere

Monate hin, wobei neben unterschiedlichen Wurfzeiten von Fähe zu Fähe (90% der Würfe erfolgen innerhalb von 4 Wochen, zwischen Mitte März und Mitte April), auch jährliche Unterschiede für diese lange Zeitdauer verantwortlich sein dürften. Bei rund der Hälfte der untersuchten Jungfüchse erschien der erste Prämolar im Ober- und Unterkiefer bereits im Mai, und bei einem Fünftel der Tiere sind zu diesem Zeitpunkt auch der obere mittlere Schneidezahn und Eckzahn durchgebrochen. Am längsten dauert der Wechsel des vierten Prämolaren im Unterkiefer (im August hat er erst in 85% den Kiefer durchbrochen). Bis zum Erreichen der Endgrösse vergehen vom Zeitpunkt des Kieferdurchbruchs an gerechnet noch weitere Wochen. So sind im August zwar alle Eckzähne erschienen, doch haben noch die wenigsten die Endlänge erreicht. Im Normalfall erscheinen beim Jungfuchs die Ersatzzähne in einem Zeitraum von 12 Wochen (LINHART 1968).

Die Ersatzzähne durchbrechen die Kiefer in folgender Reihenfolge:

OK P^1 I^1 C I^2 I^3 M^1 P^2 M^2 P^4 P^3
UK P_1 I_1 M_1 I_2 C M_2 I_3 P_2 M_3 P_3 P_4

Dabei können individuelle Abweichungen erfolgen. Zudem ist es oft schwierig zu entscheiden, welcher von 2 Zähnen den Alveolarrand zuerst durchstossen hat.

Einen Sonderfall stellt der erste Prämolar dar: dieser kleinste Vorbackenzahn tritt, wie verschiedene Untersuchungen gezeigt haben (SEIFERLE und MEYER, mit Röntgenbildern beim Deutschen Schäferhund, LINHARDT beim Rotfuchs in Gefangenschaft), nur in einer Zahngeneration auf, und zwar nach seiner Beschaffenheit als typischer Ersatzzahn, und nicht, wie vielfach angenommen wird, als spät erscheinender, dafür aber persistierender Molar.

Der Ersatz der Milchzähne vollzieht sich auf mechanisch verschiedene Weise:

— *Inzisiven:* Die Ersatzzähne erscheinen lingual zu den Milchzähnen, d.h. „weiter innen“ im Kiefer, und drücken diese während des Wachstums nach aussen, wo sie schliesslich ausfallen.

— *Eckzähne:* Was für die Schneidezähne gesagt wurde, gilt auch für den untern Eckzahn: der Ersatzzahn erscheint lingual zum Milchzahn. Er wächst diesem entlang aus dem Kiefer, so dass beide über längere Zeit gleichzeitig funktionstüchtig sind. Der Milchzahn geht erst verloren, wenn ihn der Ersatzzahn an Länge eingeholt hat. In derselben Art und Weise wird auch der obere Eckzahn gewechselt, nur dass dieser im Kiefer nicht seitlich zum Milchzahn steht, sondern vor diesem, d.h. zwischen Milchzahn und I^3 (Tafel *a*). Der Ersatz der Milcheckzähne durch die definitiven Zähne erfolgt also ohne Unterbruch oder Verminderung der Caninusfunktion. Dies deutet auf ihre grosse Bedeutung schon in früher Jugend hin. Magenanalysen (WANDELER, in Vorbereitung) haben gezeigt, dass sich die Nahrungszusammensetzung der Jung-

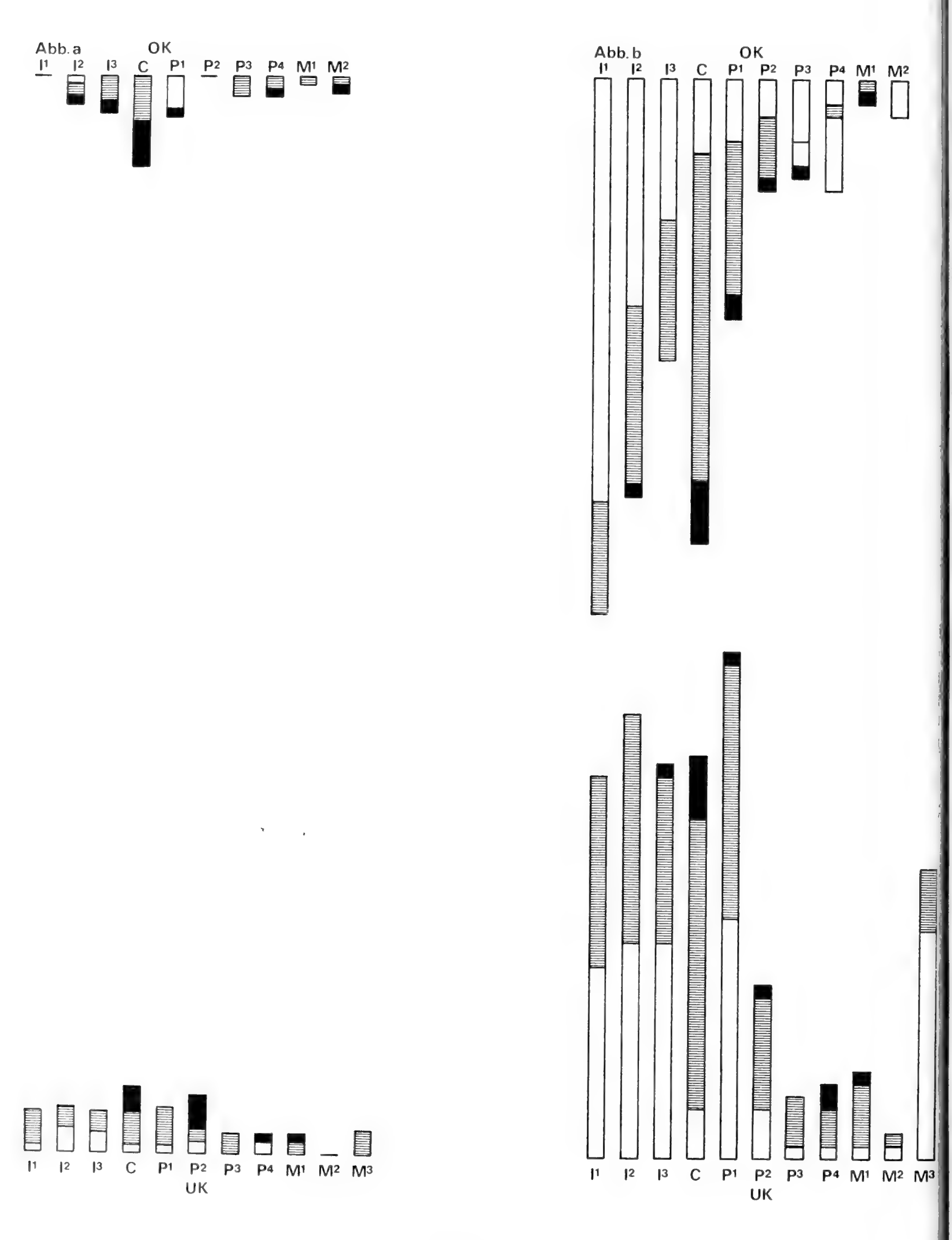


ABB. 2.

Verlorengegangene Zähne (weiss), abgebrochene Zähne (Wurzelrest vorhanden, schraffiert) und angebrochene Zähne (Frakturen, schwarz) bei den Altersgruppen 4—17 Monate alt (a) und älter (b).

füchse von derjenigen der Alttiere bereits Ende Juni weder quantitativ noch qualitativ unterscheidet. Sie geben jedoch keinen Hinweis auf den Beginn des selbständigen Beuteerwerbs der Jungfüchse, doch darf auf Grund von

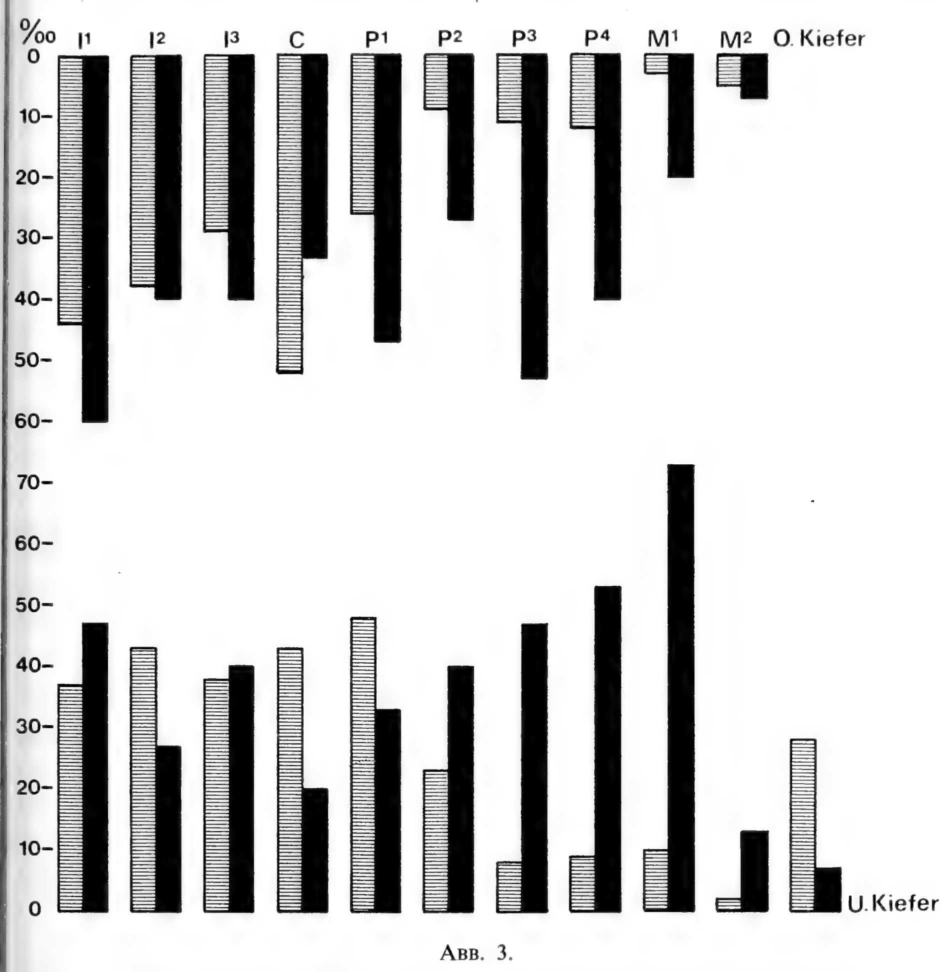


ABB. 3.

Vergleich zwischen 490 Füchsen aus dem schweizerischen Mittelland (schraffiert) und 75 aus finnisch Lappland (schwarz). Festgestellte Zahnverluste und -defekte in ‰ der untersuchten Füchse.

Freilandbeobachtungen angenommen werden, dass dieser ausnahmsweise bereits im Mai beginnt (BURROWS 1968).

— *Vorbackenzähne:* Der Ersatz der 2. bis 4. Vorbackenzähne des Milchgebisses vollzieht sich anders als bei den Schneide- und Eckzähnen. Der Milchzahn wird hier mechanisch durch den nachfolgenden Ersatzzahn aus der Alveole heraugehoben.

Gebissanomalien

Es wurden folgende Anomalien festgestellt:

— Überzahl (Polyodontie).

— Unterzahl (Oligodontie).

  — nicht angelegte Zähne, wobei keine Spuren eines Zahnes, bzw. einer Zahnwurzel oder einer Alveole sichtbar sind.

  — angelegte, später (aber prämortal) verlorene Zähne. Bei offenen Alveolen mit scharfen Kanten wurde der Zahn als postmortal verloren taxiert. Eindeutig postmortal verlorene Zähne wurden bei der Auswertung als vorhanden betrachtet.

— abgebrochene Zähne, bei denen die Wurzel noch im Kiefer steckt, bei denen aber deutlich ersichtlich ist, dass sie nicht postmortal (beim Abschuss oder Unfall) verletzt wurden.

— abgebrochene Zähne, bei denen nur die Spitze oder kleine Teile der Krone fehlen (postmortale Defekte wurden auch hier nicht berücksichtigt).

— Lage- und Stellungsanomalien.

— Anomalien der Zahnform.

Diese Einteilung ist nicht unantastbar, indem es in einzelnen Fällen nicht möglich ist, mit völliger Sicherheit zu sagen, ob ein Zahn tatsächlich nicht angelegt worden, oder ob er bereits in früher Jugend wieder verloren gegangen ist. Auch bei der Frage, ob ein Zahn postmortal lädiert bzw. ganz abgebrochen wurde, oder ob die Verletzung kurz vorher geschehen ist, konnte nicht in allen Fällen beantwortet werden.

Zahnform und -stellung wurden nur soweit beschrieben, als es sich um Entwicklungsfehler handelt, und nicht um im Adultzustand aufgetretene Zahnkrankheiten oder -verletzungen. Das Problem des Zahnschlusses wurde hier ebenfalls nicht berücksichtigt.

Die normale Abnutzung der Zähne wurde schon verschiedentlich bei Haushunden, Farmfüchsen und Wildcaniden als Altersbestimmungsmerkmal diskutiert (vgl. u.a. Gauss 1939, Seiferle und Meyer 1942, Habermehl 1961). Es sind heute aber wesentlich bessere Methoden für die Altersbestimmung erarbeitet worden. Der Zahnabschliff und andere Alterserscheinungen am Fuchsgebiss (Änderungen des Zahnschlusses) sollen unter Berücksichtigung verschiedener Altersmerkmale später publiziert werden.

)oppelt angelegte Zähne (Polyodontie)

Unter den 490 Fuchsschädeln im Alter ab 4 Monaten fanden wir 4 Zahntypen erdoppelt:

P^1 ist zweimal einseitig (Nr. 295/71 ♂ und Nr. 455/71 ♂) und einmal beidseitig (Nr. 514/70 ♂) doppelt angelegt (Tafel, *b*).
In zwei Fällen fanden sich verwachsene Zähne, die auf Verschmelzung eines überzähligen P^1 mit P^1 zurückzuführen sein dürften (Nr. 87/68 ♂ und Nr. 525/70 ♀).

P^2 fand sich einmal doppelt angelegt (Nr. 420/69 ♂). Die vordere Hälfte eines überzähligen „halben" P^2 ist verwachsen mit dem dahinter liegenden normalen P^2 (Tafel, *c*).

M_3 Nr. 298/69 ♀ hat zwei getrennte M_3 in der rechten Kieferhälfte und zwei verwachsene M_3 in der linken Kieferhälfte.

$P^{(5)}$ In einem Oberkiefer (420/71 ♂) sind zwei überzählige Zähne lingual zum P^4 angelegt. Ihrer Form nach ähneln sie dem Reisszahn, sind jedoch kleiner und stehen spiegelbildlich zu diesem im Kiefer.

Das sind total 8 Fälle oder 1,63% der untersuchten Füchse, welche Polyodontie zeigen. Dies ist weniger als bei Wölfen (Dolgov und Rossolimo 1964) und wesentlich weniger als bei Haushunden (Meyer 1941, Mooser 1958) gefunden wurde. Für Vergleiche mit Füchsen fehlt ein entsprechendes Material aus anderen Gebieten. Erwähnt seien immerhin die von Rantanen und Pulliainen (1970) gefunde Verdoppelung des P^1 und die von Reinwaldt (1962) beschriebene Verdoppelung von I^1 (= I^0). Bei den von Szabó (1966) zitierten 5 Fällen von doppelt angelegten Fangzähnen bei Füchsen im Alter von 1/2 bis 1 Jahr handelt es sich wohl eher um Tiere, bei denen der Milch-Fangzahn länger als normal neben dem Ersatzzahn stehen blieb, was wir auch bei unserem Material feststellen konnten (vgl. Tafel, *a*).

Unterzahl (Oligodontie)

Wie schon einleitend erwähnt, ist die Frage, ob ein Zahn gar nie angelegt worden ist, oder ob er in früher Jugend verloren ging, oft nicht eindeutig zu entscheiden. Um die Zahl der nicht angelegten Zähne besser erfassen zu können, wurde eine Unterteilung des Materials in zwei Gruppen vorgenommen, deren eine die 4 bis 17 monatigen Tiere, die andere die älteren umfasst. Bei den jüngeren Tieren ist in den meisten Fällen die nachträgliche Verknöcherung der Alveole eines herausgerissenen Zahnes erkennbar. Mit dieser Einteilung konnte zudem besser erfasst werden, welche Zähne mit zunehmendem Alter vermehrt von mechanischen Defekten oder Krankheiten betroffen werden.

a) Nicht angelegte Zähne

Unter den 326 Tieren im Alter von 4—17 Monaten fanden wir 17 (= 5,2% mit fehlenden Zähnen, die als nicht angelegt betrachtet werden können.

Sie verteilen sich auf die folgenden 3 Zahntypen:

I_1: bei 1 Fuchs total 1 fehlender Zahn
P_1: bei 2 Füchsen total 2 fehlende Zähne
M_3: bei 14 Füchsen total 17 fehlende Zähne

Den höchsten Wert erreicht der dritte Molar mit 2,6% nicht angelegter Zähnen.

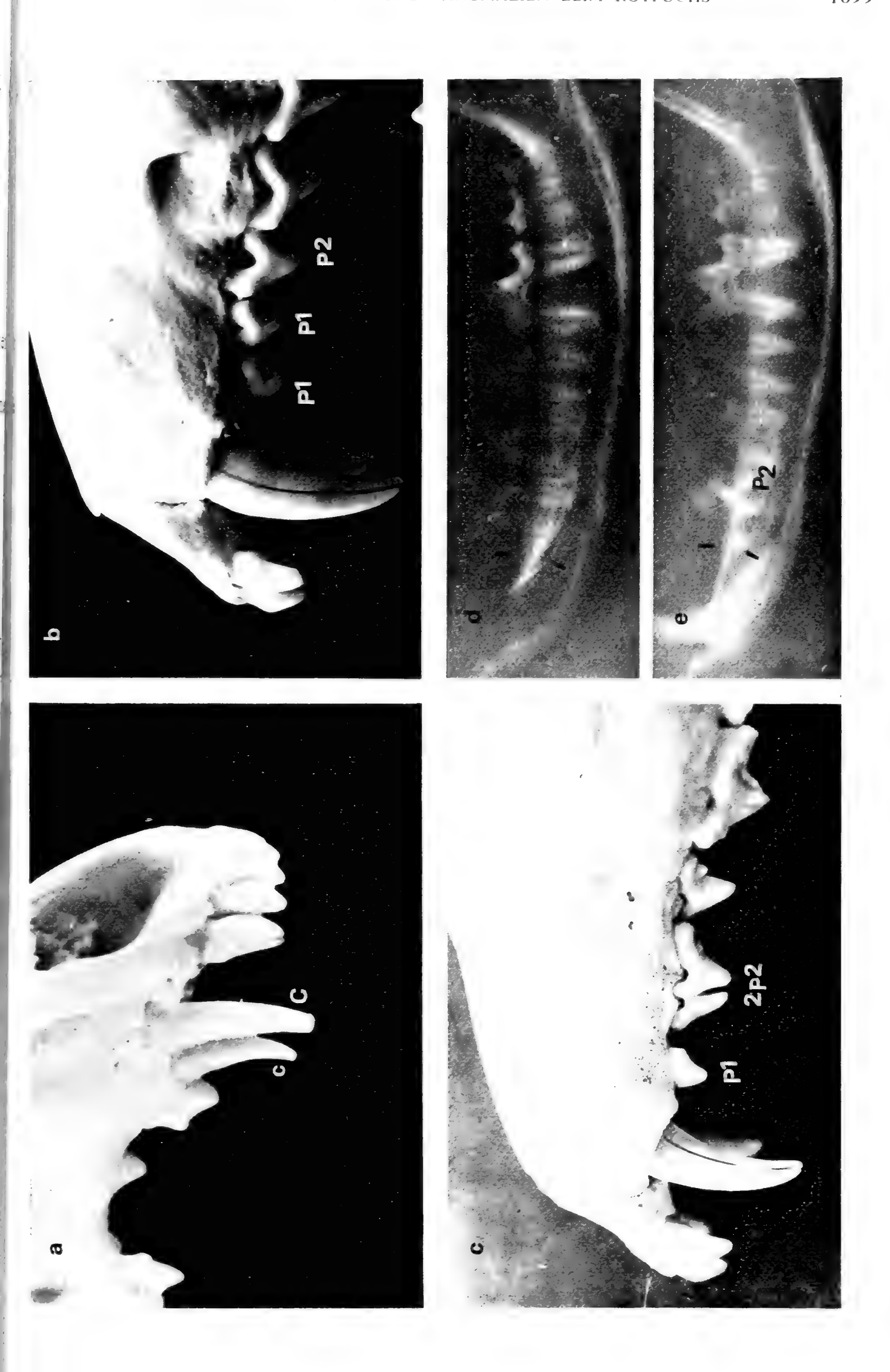
Aus der Literatur sind u.a. folgende %-sätze von Füchsen mit Oligodontie bekannt:

HALL 1940: 8% (total 140 Tiere)
REINWALDT 1962: 10% (total 291 Tiere)
RANTANEN und PULLIAINEN 1970: 6% (total 75 Tiere, betrifft nur M_3)

Diese Zahlen liegen alle über den von uns gefundenen Werten, wofür z.T. methodische Fehler verantwortlich sein dürften. Das Fehlen von Molaren (vornehmlich M_3) und Prämolaren (P_1) wird bei geschlossenen Alveolen oft als Oligodontie gedeutet, besonders wenn der Zahn beidseitig fehlt (vgl. auch HERZ 1970). Dabei ist zu berücksichtigen, dass gerade M_3 und P_1 zu den Zähnen gehören, die mit zunehmendem Alter häufig verloren gehen (s. unten), wobei sich die Alveolen dieser kleinen Wurzeln rasch schliessen. Dies erweckt dann fälschlicherweise den Eindruck einer Oligodontie. In solch geschlossenen Alveolen lassen sich bisweilen noch Wurzelreste von Zähnen nachweisen, ohne dass von aussen irgend etwas auf deren Existenz hinweisen würde.

TAFEL

a) Ersatz des Eckzahns. Der Ersatzzahn ragt bereits weiter aus dem Oberkiefer heraus als der Milchzahn.
b) Doppelt angelegter P^1 (514/70 ♂ Nov.). Zwischen ihm und dem Eckzahn sind noch Reste des Milcheckzahnes sichtbar. Die Längsspaltung des Eckzahnes ist ein Artefakt, der bei Jungfüchsen häufig auftritt.
c) Doppelbildung von P^2 (420/71 ♂).
d) Unterkiefer ohne äusserlich sichtbarem P^1 (492/68). Der Wurzelrest ist im Röntgenbild erkennbar (C von uns entfernt).
e) P^1 abgebrochen (82/70 ♂). P^2 mit 3 Wurzeln (vgl. P^2 im Röntgenbild d).


a
C
c
b
P1
P1
P2
c
P1
2P2
d
e
P2

Die bei Haushunden ermittelten Zahlen für nicht angelegte Zähne sind wesentlich höher als bei den Füchsen, beim Wolf (BOESSNECK 1955) und anderen Caniden (FLEISCHER 1967). Die sich hieraus ergebenden Fragen des Domestikationseinflusses diskutieren MEYER (1942), SEIFERLE (1956), ROSIN (1949), BOESSNECK (1955) u.a.

b) Verlorengegangene, abgebrochene oder verletzte Zähne

Der bei den Jungfüchsen ermittelte Prozentsatz für nicht angelegte Zähne wurde bei den Alttieren von den effektiv fehlenden Zähnen in Abzug gebracht. Dabei ergaben sich folgende Resultate (s. Abb. 2):

1. Jüngere Füchse weisen weniger Zahndefekte auf als adulte Tiere. Die Zähne nützen sich nicht nur ab (Zahnaltersbestimmung auf Grund des Abnützungsgrades s. SEIFERLE und MEYER 1942), sondern der Zustand des Gebisses wird mit zunehmendem Alter allgemein schlechter (Frakturen).
2. Diese Verschlechterung betrifft nicht alle Zähne in gleichem Mass. Im Oberkiefer sind vor allem I^1 und dann auch I^2 und I^3 betroffen. Im Unterkiefer ist P_1 der am häufigsten fehlende oder abgebrochene Zahn, gefolgt von den Schneidezähnen und M_3.
3. Ein Vergleich zwischen Ober- und Unterkiefer ergibt sowohl bei Jungfüchsen wie bei Alttieren einen höheren Prozentsatz fehlender oder defekter Zähne im Unterkiefer. Dabei macht I^1 eine Ausnahme. Dieser Zahn ist im Oberkiefer häufiger abgebrochen.
4. Die am häufigsten abgebrochenen oder fehlenden Schneidezähne und ersten beiden Prämolaren sind auch am häufigsten angebrochen. Die hinteren Prämolaren und die Molaren sind relativ häufiger angebrochen als fehlend oder abgebrochen. Sie sind mit ihren kräftigen und langen Wurzeln stärker verankert als etwa die Schneidezähne. Ebenso ist der gut verankerte Eckzahn wesentlich häufiger abgebrochen als fehlend.

Ein Vergleich (Abb. 3) mit der Arbeit von RANTANEN und PULLIAINEN (1970) muss aus verschiedenen Gründen (Alter der Tiere, methodische Fragen) mit der nötigen Vorsicht erfolgen. Im Bereich der Prämolaren P^2 bis P^4des Ober- und des Unterkiefers sind bei Füchsen aus Lappland deutlich mehr Verluste festgestellt worden als bei unseren Tieren. Dasselbe gilt für M_1 im Ober- und Unterkiefer, wobei der untere Reisszahn bei den finnischen Füchsen die grössten Verluste aufweist (statistisch gesichert). Hierfür könnten gänzlich unterschiedliche Ernährungsweisen der finnischen und schweizerischen Füchse verantwortlich sein. Während der Fuchs in der Zivilisationslandschaft des schweizerischen Mittellandes von Schlacht- und Haushaltabfällen profitieren kann (WANDELER und

HÖRNING 1972), dürfte dies in den wesentlich dünner besiedelten Gegenden finnisch Lapplands in viel geringerem Masse der Fall sein. Darüber können aber nur entsprechende Nahrungsanalysen Auskunft geben.

Lage- und Stellungsanomalien, Anomalien der Zahnform

An Lage- bzw. Stellungsanomalien fanden wir einen weit hinter I_1 und I_3 stehenden I_2 (Nr. 99/67 ♂) und einen ebenfalls palatinal verlagerten I_3 (Nr. 194/71 ♀). Mehr oder weniger stark ausgeprägte Kulissenstellung war in verschiedenen Fällen zu beobachten. Bei Nr. 18/71 (♀) steht M_3 statt zwischen M_2 und M_4 seitlich innerhalb (lingual) zu M_4.

Zahnanomalien, welche nicht auf sekundäre Einwirkungen zurückgeführt werden können, fanden wir bei vier P_2 (Nr. 85/71 ♀, 736/69 ♀, 82/70 ♂ und 324/66 ♀) und bei einem P_4 (324/66 ♀). Bei allen 4 Tieren weisen die Prämolaren eine aussen angelegte dritte Wurzel auf (Tafel, *e*).

ZUSAMMENFASSUNG

1. An 126 Welpen aus den Monaten Mai bis August wurde der Abbau des Milchgebisses und die Entwicklung des Ersatzgebisses untersucht. Im Mai besitzen 86% der Welpen ein vollständiges Milchgebiss. Dieses wird sukzessive abgebaut, wobei oft Milch- und Ersatzzähne desselben Typus nebeneinander funktionstüchtig sind (am ausgeprägtesten bei den Eckzähnen). Am längsten bleiben c^1, p^3 und p^4 erhalten.
   Als erster Ersatzzahn erscheint der erste Prämolar, dem kein Milchzahn vorangeht. Als letzter Zahn erscheint P_4.

2. Überzählige Zähne (Polyodontie) fanden wir bei 8 von 490 Füchsen (1,63%). Doppelt angelegt oder mit anderen Zähnen verwachsen waren: P^1 (5 mal), P^2 (1 mal), M_3 (1 mal) und $P^{(5)}$ (1 mal).

3. Unter 326 Tieren im Alter von 4 bis 17 Monaten fanden sich 17 (= 5,2%) mit nicht angelegten Zähnen (1 mal I_1, 2 mal P_1 und 14 mal M_3).

4. Mit zunehmendem Alter wird der Zustand des Gebisses schlechter. Zahndefekte fanden sich im Unterkiefer häufiger als im Oberkiefer. Am häufigsten betroffen sind die Schneidezähne, Eckzähne und der untere erste Prämolar. Während die Schneidezähne häufiger fehlen als defekt sind, weisen die Eckzähne meist nur Defekte auf, fehlen aber selten.

5. Lage- und Stellungsanomalien liessen sich bei verschiedenen Zahntypen nachweisen. In vier Fällen war ein P_2 mit 3 Wurzeln angelegt.

Summary

1. Loss of lacteal dentition and development of permanent dentition was examined in 126 red fox pups *(Vulpes vulpes* L.*)* from central Switzerland. In May, 86% of these animals have complete lacteal dentition, which is lost during June July and August. In some tooth types (most extremely canine teeth) lacteal and permanent dentition co-exists for some weeks. c^1, p^3 and p^4 remain for the longest time. P^1, the first permanent tooth to appear erupts in May and June P_4 erupts last. (s. fig. 1).
2. Supernumerary teeth were recorded in 8 of 490 foxes (1.6%) in the following incidence: P^1 (5 times), P^2 (once), M_3 (once) and $P^{(5)}$.
3. Aplasia was recorded in 17 of 326 animals between the ages of 4 to 17 months (1×1^1, $2 \times P_2$ and $14 \times M_3$).
4. With increasing age, dentition deteriorated. Fractured or missing teeth were found in greatest numbers in the lower jaw. Fractured teeth, retained roots and missing teeth most commonly involved the incisors, canines and P_1 (s. fig. 2).
5. In four cases P_2 was found to have three roots (s. Tab. 1*e*).

Résumé

1. La perte de la dentition lactéale et le développement de la dentition définitive ont été examinés chez 126 jeunes renards (*Vulpes vulpes* L.) de Suisse centrale. En mai, 86% de ces animaux ont une dentition lactéale complète, qu'ils perdent au cours de juin, juillet et août. Pour certaines dents (principalement les canines) la dentition lactéale et la dentition permanente coexistent pendant quelques semaines. Ce sont les dents c^1, p^3 et p^4 qui restent le plus longtemps. P^1, la première dent permanente, perce en mai et juin. P/ perce en dernier (fig. 1).
2. Des dents surnuméraires ont été trouvées chez 8 renards sur 490 (1,6%) selon les fréquences suivantes: P^1 (5 fois), P^2 (1 fois), M/ (1 fois), P^5 (1 fois).
3. Des aplasies ont été trouvées chez 17 animaux sur 326 entre les âges de 4 à 17 mois ($1 \times I_1$, $2 \times P_1$, $14 \times$ M/).
4. Avec l'âge, la dentition se gâte, des dents étaient cassées ou manquaient surtout dans la mâchoire inférieure, c'était le plus souvent des incisives, des canines ou des premières prémolaires (fig. 2).
5. Dans quatre cas, une P_2 présentait trois racines (tab. 1*e*).

LITERATUR

AGDUHR, E. 1921. *Beitrag zur Kenntnis der kongenitalen Anomalien des Canidengebisses.* Kgl. Svensk. Vetensk. Hndl. 61.

BOESSNECK, J. 1955. *Angeborene Oligodontie bei vor- und frühgeschichtlichen Haustieren, sowie ein Beitrag zur Frage der Oligodontie bei Haustieren und ihren Wildverwandten.* Tierärztl. Umschau 10: 138-141, 165-168, 202-205.

BURROWS, R. 1968. *Wild Fox.* Newton Abbot.

DOLGOV, V. A. and O. L. ROSSOLIMO. 1964. *Dental Abnormalities in Canis lupus Linnaeus, 1758.* Acta ther. 8: 237-244.

FLEISCHER, G. 1967. *Beitrag zur Kenntnis der innerartlichen Ausformung und zwischenartlicher Unterschiede von Gebiss und Zähnen einiger Arten der Gattung Canis.* Z. Säugetierk. 32: 150-159.

GAUSS, H. 1939. *Zahnaltersbestimmung beim Silberfuchs.* Diss., Leipzig.

HABERMEHL, K.-H. 1961. *Altersbestimmung bei Haustieren, Pelztieren und beim jagdbaren Wild.* Berlin und Hamburg.

HAUCK, E. 1926. *Prämolarenverlust beim Hund.* Wiener tierärztl. Mon.-Schr.

HERZ, J. 1970. *Interessante Fälle von Oligodontie bei Reh und Fuchs.* Lynx, S.N. 11: 81-86.

LINHART, S. B. 1968. *Dentition and Pelage in the juvenile Red Fox (Vulpes vulpes).* J. Mamm. 49: 526-528.

MEYER, L. 1941. *Das Gebiss des Deutschen Schäferhundes.* Diss., Zürich.

MOHR, E. 1961. *Der Zahnschluss im Gebiss der Wildraubtiere und der Haushunde.* Z. Säugetierk. 26: 50-56.

MOOSER, M. 1958. *Zahnärztlich-vergleichende Untersuchungen an 425 Hundeschädeln.* Schw. Arch. Tierheilk. 100: 209-223.

RANTANEN, A. V. and E. PULLIAINEN. 1970. *Dental conditions of wild red foxes (Vulpes vulpes L.) in northeastern Lapland.* Ann. Zool. Fennici 7: 290-294.

REINWALDT, E. 1962. *Über einige Anomalien im Gebiss des Rotfuchses, Vulpes vulpes vulpes Linné.* Ark. Zool. 15: 371-375.

ROSIN, S. 1949. *Kann dem Deutschen Schäferhund sein volles Gebiss erhalten werden?* Schw. Hundesport. 65: 48-50, 63-64.

SEIFERLE, E. 1956. *Zum Gebissproblem des Hundes.* Schw. Hundesport 72: 242-246.

— und L. MEYER. 1942. *Das Normalgebiss des Deutschen Schäferhundes in den verschiedenen Altersstufen.* Viertelj. schr. Nat. forsch. Ges. Zürich 87: 205-252.

SZABÓ, S. 1966. *Angeborene Anomalien bei europäischen Wildtieren.* Diss., Giessen.

WANDELER, A. und B. HÖRNING. 1972. *Aspekte des Cestodenbefalles bei Bernischen Füchsen.* Jb. Nathist. Museum Bern 4 (im Druck).

N° 47. **R. Matthey** et **M. Jotterand.** — Deux espèces cryptiques sont confondues sous le nom de *Taterillus gracilis* Th. (*Gerbillinae*). Note préliminaire [1]. (Avec 1 figure)

Dans le cadre d'une étude extensive portant sur la morphologie, la taxonomie, l'écologie et l'éthologie de *Taterillus gracilis* au Sénégal, une équipe française dirigée par le D[r] F. Petter (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) et composée du D[r] B. Hubert et de MM. F. Adam et A. Poulet nous a chargés des analyses chromosomiques.

En 1970, MATTHEY (Mammalia, 34, 585-597) avait proposé la formule chromosomiale suivante pour les *Taterillus gracilis* de Haute-Volta (République centrafricaine) dont il avait étudié quinze spécimens: ♂ 2N = 36, **X/Y**. ♀ 2N =36, **X/Y**. En 1969 (*Ibid.*, 33, 522-528), il avait disposé de deux mâles d'origine sénégalaise chez lesquels une formule très différente apparaissait: ♂ 2N = 23, ce qui faisait présumer une digamétie de type $\mathbf{X/Y_1Y_2}$, hypothèse que l'analyse ultérieure de femelles confirmait, celles-ci ayant 22 chromosomes dont deux **X**. Nous avons alors repris le matériel de République centrafricaine et reconnu que les mâles avaient non pas 36 mais 37 chromosomes. Sous le nom de *Taterillus gracilis*, nous avons donc affaire à deux formes ayant le même type exceptionnel de chromosomes sexuels et des **N.F.** assez voisins, ce qui suggère une évolution chromosomique en partie robertsonienne; la forme 37/36 ayant été retrouvée au Sénégal, nous avons en effet:

♀♀/36 de République centrafricaine. **N.F.** = 46
♀♀/36 du Sénégal. **N.F.** = 48
♀♀/22 du Sénégal. **N.F.** = 44.

Les ♀♀/36 sénégalaises diffèrent de celles originaires de République centrafricaine par une inversion péricentrique, deux métacentriques de la première étant homologues à deux acrocentriques de même taille chez la seconde.

Nous avons alors étudié 48 spécimens sénégalais provenant de trois stations différentes: 38 sont du type 23/22, 10 du type 37/36, les deux formes coexistant dans chacune des stations. Chez les 23/22, il existe un polymorphisme chromosomique dû à des inversions péricentriques, les paires autosomiques 6 et 8 pouvant être chacune constituée de deux métacentriques, de deux acrocentriques, d'un métacentrique et d'un acrocentrique. Une femelle de la forme 37/36 a 37 chromosomes à la suite d'une fission portant sur l'un des autosomes submétacentriques de la plus grande paire.

[1] Le travail paraîtra dans « Mammalia ».

Enfin, un 49[e] spécimen est né en captivité d'un ♂/37 et d'une ♀/22. Cet individu, un mâle, possède 30 chromosomes, soit 10 autosomes et l'**X** maternels et 17 autosomes et les deux **Y** paternels (fig. 1). Sa spermatogénèse, normale jusqu'à la pachyténie, ne montre pas de stades méiotiques ultérieurs, ce qui est un fort indice de stérilité.

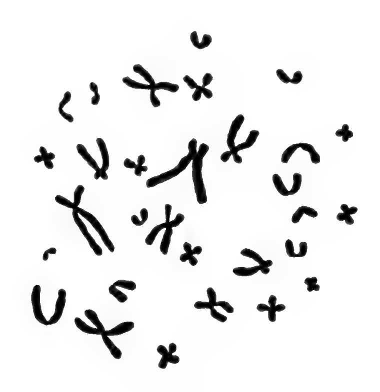


FIG. 1.

Métaphase diploïde dans la moelle osseuse du mâle hybride issu du croisement ♂/37 × ♀/22. 2N = 30 (17 autosomes, $\mathbf{Y_1}$ et $\mathbf{Y_2}$ venant du père, 10 autosomes et **X** de la mère. × 1.800

Comme nous n'avons pas trouvé un seul hybride parmi nos 48 exemplaires pris à l'état sauvage, nous pouvons conclure que l'hybridation, dans les conditions naturelles, ne se produit pas ou ne se produit que très exceptionnellement.

Nous sommes en présence d'un cas très curieux au point de vue théorique, celui de deux entités systématiques, morphologiquement et écologiquement identiques et vivant ensemble sur les mêmes territoires. Tout ce que nous savons sur l'évolution chromosomiques nous fait admettre que la dérivation s'est faite, par fusions centriques surtout, dans le sens 36 → 22 et que l'acquisition de la digamétie $\mathbf{X/Y_1Y_2}$ est antérieure à la scission en deux formes. De nombreux stades intermédiaires ont dû exister dont aucune trace ne persiste. Cependant, les caractères morphologiques identiques pour les formes 37/36 et 23/22 parlent en faveur d'un isolement sexuel relativement récent, puisqu'il n'a pas encore été suivi de mutations chromosomiques ayant un impact sur le phénotype.

No 48. **Cesi Mondadori** und **Rüdiger Wehner.** — Interferenz- und polarisationsmikroskopische Untersuchungen an der Cornea von *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera)[1].

(Mit 2 Textabbildungen)

Zoologisches Institut der Universität Zürich.

Seit Exner (1891) mit Hilfe eines Mikrorefraktometers Brechzahlen im dioptrischen Apparat von Arthropoden ermittelte, wurden verschiedene Methoden angewendet, um Brechungsindices zu bestimmen. Seitz (1968, 1969) konnte durch Verwendung eines Zweistrahlen-Interferenzmikroskops genauere Aussagen über Brechzahlen in Ommatidien von *Calliphora erythrocephala* sowie bei *Phausis splendidula* machen. Diese Methode wurde von Varela und Wiitanen (1970) modifiziert und bei *Apis mellifera* angewendet. Der von Exner (1891) postulierte Linsenzylinder mit grösster Brechzahl in der optischen Achse konnte bei *Phausis* gefunden werden, nicht aber bei *Apis* und *Calliphora*. Die Cornea von *Phausis* erwies sich als optisch homogen; bei *Apis* und *Calliphora* nimmt die Brechzahl von distal nach proximal ab.

Auf der Suche nach dem Polarisationsanalysator in Facettenaugen wurden verschiedene Theorien über die polarisationsoptischen Eigenschaften der Insektencornea aufgestellt, ohne dass sie experimentell gesichert werden konnten (Baylor und Smith, 1953; Stephens, Fingermann und Brown, 1953). Die erste Arbeit über polarisationsoptisches Verhalten der Insektencornea stammt von Stockhammer (1956), der die Cornea einiger ausgewählter Dipteren und Hymenopteren untersuchte. In Schnitten parallel zur optischen Achse des Ommatidiums erwies sich die Cornea als anisotrop, verhielt sich in Schnitten senkrecht zur Ommatidienachse dagegen optisch neutral. Ameisen wurden in der betreffenden Arbeit nicht untersucht.

Material und Methode

Als Versuchsmaterial dienten die Komplexaugen der Arbeiterinnen von *Cataglyphis bicolor*. Die Tiere stammten aus Südtunesien (Maharès, 34° 31′ N, 10° 21′ E) und wurden seit dem 6.9.70 in Gipsnestern im Labor gehalten. Die Messungen erfolgten im Zeitraum Oktober 1970 bis April 1971. Die Augen

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Kredit Nr. 3.315.70.

wurden mit einem Irisskalpell ausgeschnitten, bei −28° bis −25° C in Aqua dest. eingefroren und mit einem Gefrierschnittmikrotom bei −15° bis −12° C geschnitten. Die Schnitte kamen dann in Aqua dest. auf einem Objektträger unter dem Interferenzmikroskop zur Beobachtung. Um das Verdampfen des Wassers zu verhindern, wurden die Deckgläser mit 38° Paraffin luftdicht umrandet.

Für die interferenzmikroskopische Untersuchung stand ein Zweistrahlen-Interferenzmikroskop der Firma Leitz, Mach-Zehnder Typ, zur Verfügung. Die Gangunterschiede wurden mit einem Keilkompensator gemessen .

Die interferenzmikroskopische Messung gibt Aufschluss über die Phasendifferenz zweier kohärenter Lichtwellen, nachdem sich die eine im Einbettungsmedium, die andere durch das Objekt hindurch fortgepflanzt hat. Die Differenz der von den beiden Lichtwellen zurückgelegten Wege wird als Gangunterschied *G* bezeichnet. Er manifestiert sich im Streifenfeld als eine einfache Verschiebung des Streifenmusters, deren Grösse mit einem Kompensator gemessen werden kann. Aus dem Gangunterschied ergibt sich der Brechungsindex *n* nach folgender Formel:

$$n_{obj} = \frac{G}{d} + n_{med} ,$$

wobei n_{obj} der gesuchte Brechungsindex, n_{med} der Brechungsindex des Bezugsmediums (Wasser: 1,3347) und *d* die Schnittdicke ist. Alle Messungen wurden bei einer Lichtwellenlänge von 546 *nm* durchgeführt.

Die polarisationsoptischen Untersuchungen erfolgten mit einem Polarisationsmikroskop der Firma Leitz, Typ Biopol. Zur Untersuchung gelangten Gefrierschnitte von 10 μm Dicke sowie in Durcupan eingebettete Glasmesserschnitte von 4—5 μm Dicke.

Ergebnisse

a) *Brechungsindices*

Nur an 29 von insgesamt 1342 Präparaten war eine messtechnisch einwandfreie Feststellung der Brechzahl möglich. Als Kriterium für die Messbarkeit wurde ein absolut klar erkennbarer Interferenz-Messstreifen durch das ganze Objekt angenommen. Der gefundene Brechungsindex der am weitesten distalen Cornearegion liegt bei 1,490 ± 0,003, steigt in mittleren Bereich auf ein Maximum von 1,535 ± 0,005 an und nimmt gegen die Grenze zum Corneazapfen wieder auf 1,501 ± 0,004 ab. Das Ansteigen des Brechungsindex in der Corneamitte konnte statistisch nach dem *t*-Test gesichert werden ($p < 0{,}001$). Der Verlauf der Interferenzstreifen kann in Abbildung 1 verfolgt werden, in der der Messstreifen mit Pfeilen markiert ist.

Um ausser der Cornea noch andere Augenteile im Schnitt zu erhalten, wurden

verschiedene Versuche unternommen: Variation der Einfriertemperatur und de -mediums, Variation der Schnittemperatur. Keine dieser Methoden lieferte befriedigende Resultate. Als ebenso unmöglich erwies es sich, örtlich genau definierbare Querschnitte der Cornearegion zu erhalten, da die Schnittdicke nu unwesentlich unter dem Durchmesser der Cornea von 16 µm (WEHNER, EHEIM und HERRLING, 1971) liegt. Die Messung der wenigen nicht abgerissenen Cornea

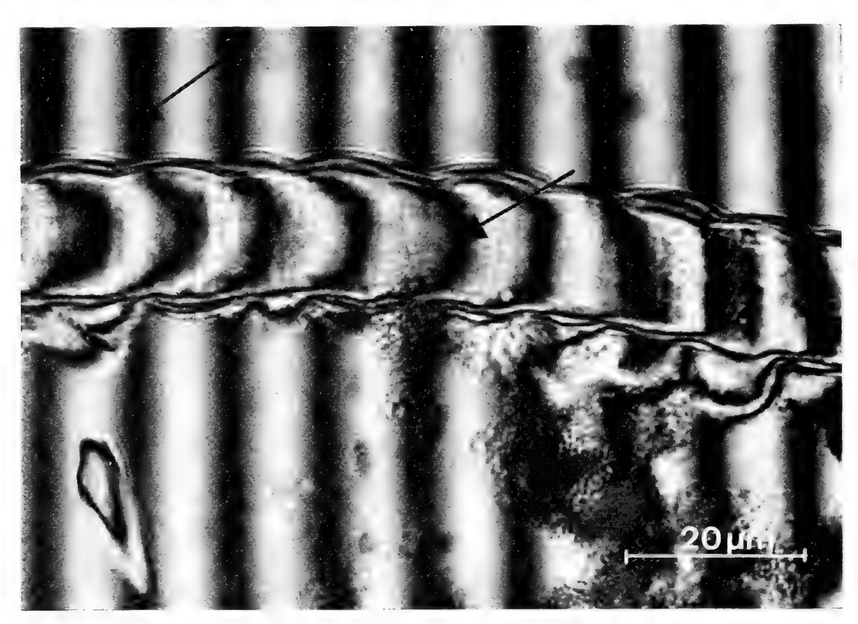


ABB. 1.

Cornea im Streifenfeld bei 546 nm Wellenlänge. Schnittrichtung parallel zur optischen Achse der Ommatidien. Der Messstreifen ist durch Pfeile markiert. Der nicht parallele Verlauf der Streifen im Objekt ist durch Abweichungen von der idealen Schnittdicke bedingt.

zapfen scheiterte an deren halbkugelförmigen Gestalt, die bei einem Durchmesser von 14 µm und einer minimalen Schnittdicke von 10 µm keine genaue Kontrolle des Schnittverlaufs ermöglicht.

b) *Polarisationsoptische Befunde*

Die Cornea zeigt an Schnitten parallel zur Ommatidienachse in den verwendeten Medien (Brechungsindices 1,33—1,52) Doppelbrechungserscheinungen (Abb. 2). Sehr deutlich wird dabei der geschichtete Aufbau der Cornea sichtbar Die Lamellen durchziehen die Cornea des gesamten Auges und werden an den Grenzen zwischen den einzelnen Ommatidien nicht unterbrochen, sondern nur eingedellt, was zur Bildung von Corneazapfen führt. Diese Zapfen unterscheiden sich aber vom distalen durchgehenden Teil der Cornea durch unterschiedliche

Färbbarkeit mit Methylen- und Toluidinblau (BRUNNERT und WEHNER, im Druck). Ausserdem lässt die polarisationsoptische Auslöschfigur in Orthogonallage (ein Auslöschungsbalken) vermuten, dass die Zapfen als plankonvexe oder konvex-konkave Linse eine optische Untereinheit bilden. Bei Verwendung eines Gipsplättchens 1. Ordnung zeigte sich bei Durcupanpräparaten, dass die distalste

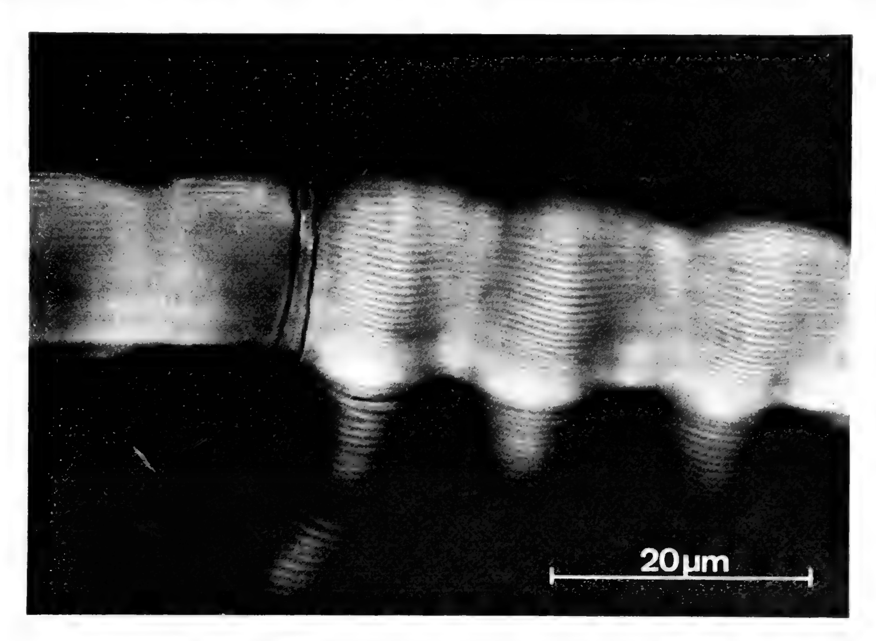


ABB. 2.

Cornea bei gekreuzten Polars. Schnittrichtung parallel zur optischen Achse des Ommatidiums. Beim Corneazapfen ist nur ein zentraler aufleuchtender Balken sichtbar.

Region der Cornea (eine oder zwei Schichten) ein umgekehrtes Vorzeichen bezüglich der Doppelbrechung aufweist.

Schnitte senkrecht zur Ommatidienachse verhalten sich ebenso wie der Kristallkegel isotrop.

DISKUSSION

a) *Brechungsindices*

Die lineare Beziehung $G = d(n_{obj} - n_{med})$ zeigt, dass der mit dem Kompensator gemessene Gangunterschied und somit auch der daraus berechnete Brechungsindex von der Schnittdicke d abhängen. Bei Gefrierschnitten muss mit einer Abweichung von $\pm$ 10% gegenüber der am Mikrotom eingestellten Schnittdicke gerechnet werden. Durch Verwendung von mindestens zwei ver-

schiedenen Einschlussmitteln kann die Schnittdicke *d* aus den Gleichungen eliminiert werden; doch müssen diese Einbettungsmittel eine Reihe von Bedingungen erfüllen (Müller 1968):

1. Sie müssen gegenüber dem Objekt chemisch inert sein.
2. Sie dürfen die Gesamtmasse des Objektes nicht verändern.
3. Sie dürfen keine Konzentrationsänderungen im Objekt verursachen, z.B. Schrumpfung oder Quellung.
4. Sie müssen gleichmässig und vollständig in das Objekt eindringen.
5. Sie dürfen den Brechungsindex des Objektes nicht beeinflussen.

Falls diese Bedingungen erfüllt sind, kann man den Gangunterschied des Objektes in Abhängigkeit vom Brechungsindex der Einschlussmittel graphisch darstellen, wobei im Idealfall eine Gerade entsteht, an deren Schnittpunkt mit der Achse, auf der die Brechungsindices der Einbettungsmittel abgetragen sind, der gesuchte Brechungsindex abgelesen werden kann. Da Seitz (1968) sowie Varela und Wiitanen (1970) nur ein bzw. zwei Einbettungsmittel angeben, sind die dort genannten Brechzahlen mit gewissen Unsicherheitsfaktoren behaftet.

Weitere Unsicherheitsfaktoren sind durch die chemisch heterogene Zusammensetzung des Facettenauges bedingt. Alle Augenteile sind beim Einfrieren und Auftauen erheblichen Einflüssen ausgesetzt, weshalb es unerlässlich ist, das Ausmass der dadurch hervorgerufenen Veränderungen abzuschätzen. Ausserdem ist zu vermuten, dass verschiedene Augenteile verschieden beeinflusst werden und somit die Brechzahlen auch in ihrer gegenseitigen Relation Verschiebungen ausgesetzt sind.

Damit stellt sich die Frage nach der Genauigkeit der hier aufgeführten Werte. Zwar wurde trotz der genannten Unsicherheitsfaktoren die von Seitz (1968) eingeführte Methode übernommen; da aber ausschliesslich Corneamaterial untersucht und jede Messung im Streifenfeld vorgenommen wurde, dürften sich die erwähnten Unsicherheitsfaktoren nur unerheblich auswirken.

Bei den Augen von *Cataglyphis bicolor* handelt es sich im Vergleich zu den Augen von *Apis mellifera* und *Calliphora erythrocephala* um ausserordentlich kleine Objekte. Interferometrisch liessen sich zwar noch kleinere Objekte messen. Die limitierende Grösse stellt die minimale Schnittdicke von 10 μm dar, die einerseits keine örtlich exakt bestimmbaren Schnitte durch einzelne kleine Augenteile mehr erlaubt und durch die andererseits nicht-chitinöse Augenstrukturen durchwegs zerstört werden. Corneadurchmesser (16 μm) und Corneazapfendurchmesser (14 μm) bewegen sich grössenordnungsmässig im Bereich der minimalen Schnittdicke des Mikrotoms, wobei noch mit einer mittleren Abweichung von $\pm$ 1 μm (bei $d = 10$ μm) von der eingestellten Schnittdicke zu rechnen ist.

Wegen der Härte der Cornea, die im gefrorenen Zustand leicht splittert, konnte nur parallel zur optischen Achse der Ommatidien geschnitten werden. Es erhebt sich dabei die Frage, ob es sich bei dem erwähnten Ansteigen des Brechungsindex in der mittleren Cornearegion um einen Schneideeffekt handeln könnte. Doch würde diese Interpretation eine Abweichung von über 20% von der eingestellten Schnittdicke bedingen, was nicht anzunehmen ist. Die von SEITZ (1968) für die Cornea von *Calliphora* gefundenen Brechzahlen betragen von distal nach proximal 1.473, 1.453, 1.415. Der Brechungsindex der Cornea von *Phausis* beträgt 1.520 (SEITZ 1969). VARELA und WIITANEN (1970) fanden für *Apis* 1.490, 1.452, 1.435.

Die Werte für *Apis* und *Calliphora* entsprechen sich; *Phausis* nimmt eine Sonderstellung ein. Die Brechzahl von 1.520 entspricht grössenordnungsmässig den gefundenen Werten für *Cataglyphis*; doch handelt es sich bei *Cataglyphis* um ein anderes optisches System.

Vorstellungen über die genauen Eigenschaften eines solchen optischen Systems lassen sich wegen der genannten Fehlerquellen aus den Brechzahlen allein nicht gewinnen. Dazu sind direkte Strahlengangsmessungen erforderlich.

b) *Polarisationsoptische Befunde*

Aus den polarisationsmikroskopischen Ergebnissen geht hervor, dass parallel zu der optischen Achse des Ommatidiums einfallende Strahlen nicht beeinflusst werden. Schräg einfallende polarisierte Strahlen pflanzen sich entweder mit der Geschwindigkeit des ordentlichen oder ausserordentlichen Strahls in der Cornea fort (falls die Schwingungsrichtung des einfallenden Lichts parallel zu einer Schwingungsebene in der Cornea liegt) oder werden in zwei linear polarisierte Komponenten zerlegt (falls die Schwingungsrichtung zu keiner der beiden Schwingungsebenen in der Cornea parallel liegt) (STOCKHAMMER 1956). Genauen Aufschluss könnten Versuche mit einem Polarisationsmikroskop mit beweglicher Lichtquelle und Messeinrichtung ergeben. Es ist zu vermuten, dass für schräg einfallende Strahlen aufgrund der vorliegenden Resultate (Brechzahlen, polarisationsoptische Befunde) zwei Möglichkeiten bestehen:

1. Ablenkung und anschliessende Absorbtion durch das Pigment.

2. Ablenkung und Weiterleitung zum Rhabdom.

SEITZ (1969) schliesst nicht aus, dass Lichtstrahlen den dioptrischen Apparat nach mehrfacher Totalreflexion wieder durch die Cornea verlassen können.

Zusammenfassung

1. Mit Hilfe des Interferenzmikroskops werden Brechzahlen in Längsschnitten durch die Cornea von *Cataglyphis bicolor* bestimmt. Im distalen Teil der Cornea beträgt der Brechungsindex 1,490 ± 0,003, steigt in der Mitte auf ein Maximum von 1,535 ± 0,005 und sinkt im proximalen Teil wieder auf 1,501 ± 0,004. Die Genauigkeit der gefundenen Resultate sowie allgemeine methodische Probleme werden diskutiert.
2. Unter Verwendung eines Polarisationsmikroskops wird die Cornea auf polarisationsoptische Eigenschaften untersucht. In Schnitten parallel zur optischen Achse verhält sie sich anisotrop, in Schnitten senkrecht zur optischen Achse isotrop. Ein lamellierter Aufbau der Cornea wird sichtbar; die Corneazapfen werden als Folge von Eindellungen der Cornea an den Ommatidiengrenzen erkannt. Der Einfluss eines solchen optischen Systems auf einfallendes polarisiertes Licht wird diskutiert.

Summary

1. Using an interference microscope one can determine the indices of refraction in longitudinal sections through the cornea of *Cataglyphis bicolor*. The refractive index is 1,490 ± 0,003 in the distal part of the cornea, reaches a maximum of 1,535 ± 0,005 in the middle and decreases to 1,501 ± 0,004 in the proximal part. The reliability of the results as well as general methodical problems are discussed.
2. The polarisation microscope allows the examination of the optical qualities in respect to polarisation in the cornea. In longitudinal sections the cornea has anisotropic qualities, in cross sections it is isotropic. The laminated structure of the cornea is demonstrated; as part of the dioptric apparatus it protrudes into a respective cavity in the crystalline cone and is not interrupted between neighbouring ommatidia. The optical capacities of such a system in transmitting polarized light is the subject of discussion.

Résumé

1. L'index de réfraction de la cornée de *Cataglyphis bicolor* a été déterminé sur des coupes longitudinales à l'aide d'un microscope d'interférence. Dans la partie distale il a une valeur de 1,490 ± 0,003, augmentée au milieu jusqu'à 1,535 ± 0,005 et diminuée à 1,501 ± 0,004 dans la partie proximale. Nous discutons l'exactitude des résultats ainsi que quelques aspects méthodiques.

2. Les qualités dichroiques de la cornée sont examinées au microscope de polarisation. La cornée coupée parallèlement à l'axe optique des ommatidies est anisotrope, perpendiculairement à celui-ci elle est isotrope. On constate une structure lamellaire de la cornée. Les limites des ommatidies sont caractérisées au niveau des projections sphériques proximales de la cornée par des indentations profondes. Nous discutons les effets du système optique cornéen mentionnés plus haut sur la lumière polarisée incidente.

LITERATUR

BAYLOR, E. R. and F. E. SMITH. 1953. *The orientation of cladocera to polarized light.* Amer. Nat. 87: 97-101.

EXNER, S. 1891. *Die Physiologie der fazettierten Augen von Krebsen und Insekten.* Leipzig und Wien, Franz Deuticke.

GAHM, J. 1962. *Durchlicht-Interferenzeinrichtungen nach Jamin-Lebedeff.* Zeiss-Mitt. 2: 389-410.

— 1963. *Quantitative Messungen mit der Interferenzanordnung von Jamin-Lebedeff.* Zeiss-Mitt. 3: 3-31.

— 1964. *Quantitative polarisationsoptische Messungen mit Kompensatoren.* Zeiss-Mitt. 3: 153-192.

HANNES, H. 1969. *Messung kleiner Brechzahlunterschiede.* Leitz-Mitt. Wiss. u.Techn. 5: 25-32.

MENZEL, R., K. MOCH, G. WLADARZ und M. LINDAUER. 1969. *Tagesperiodische Ablagerungen in der Endocuticula der Honigbiene.* Biol. Zbl. 88: 61-67.

MÜLLER, W. 1968. *Untersuchungen zur interferenzmikroskopischen Massenbestimmung an inhomogenen Objekten.* Diss. ETH Zürich.

SCHMIDT, W. J. 1939. *Über den polarisationsoptischen Nachweis des Chitins bei Tieren und Pflanzen.* Z. wiss. Mikrosk. 56: 24-51.

SEITZ, G. 1968. *Der Strahlengang im Appositionsauge von Calliphora erythrocephala (Meig).* Z. vergl. Physiol. 59: 205-231.

— 1969. *Untersuchungen am dioptrischen Apparat des Leuchtkäferauges.* Z. vergl. Physiol. 62: 61-74.

— 1971. *Bau und Funktion des Komplexauges der Schmeissfliege.* Naturwiss. 5: 258-265.

STEPHENS, G. C., M. FINGERMAN and F. A. BROWN. 1953. *The orientation of Drosophila to plane polarized light.* Ann. Entomol. Soc. Amer. 46: 75-83.

STOCKHAMMER, K. 1956. *Zur Wahrnehmung der Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes bei Insekten.* Z. vergl. Physiol. 38: 30-83.

— und G. MENZER. 1951. *Zur Polarisationsoptik der Fazettenaugen.* Naturwiss. 38: 190-191.

VARELA, F. G. and W. WIITANEN. 1970. *The optics of the compound eye of the honeybee (Apis mellifera).* J. gen. Physiol. 55: 336-358.

WEHNER, R., W. P. EHEIM und P. L. HERRLING. 1971. *Die Rastereigenschaften des Komplexauges von Cataglyphis bicolor (Formicidae, Hymenoptera).* Rev. Suisse Zool. 78: 722-737.

N° 49. F. Müller und P. Sprumont. — Entwicklung des Aditus laryngis bei *Rana ridibunda*. Licht- und elektronenoptische Befunde [1]. (Mit 4 Abbildungen)

Institut für Anatomie und spezielle Embryologie, Fribourg.

Die Morphogenese des Aditus laryngis stellt bei *Rana ridibunda* wie bei andern Amphibien einen Teilprozess der Lungen- und Kehlkopfentwicklung dar. In diesem Zusammenhang haben wir die vorliegenden Fakten festgestellt.

Material und Methoden

Wir wählten als Untersuchungsobjekt *Rana ridibunda*, weil die Adultsituation der Lunge dieses Frosches bereits durch eine elektronenoptische Studie bekannt ist (Sprumont, i. Druck). Die Wahl zeigt auch in anderer Hinsicht Vorteile, indem die Ontogenese dieser Art nach Erreichen eines Stadiums mit nur mikroskopisch sichtbaren Gliedmassenknospen (Stadium 27) retardiert ist. Die Kaulquappen unserer Zucht (in Leitungswasser von 20/21° mit Elodea densa gehalten und während des Sommers mit Algen aus der Sarine zusätzlich gefüttert) veränderten sich nach rascher während 15 Tagen durchlaufener Anfangsentwicklung nur noch hinsichtlich der Grösse: unsere ältesten Larven von 270 Tagen unterscheiden sich von den Kaulquappen des jüngsten Stadiums 27 und 15 Tagen mit 33 mm gegenüber nur 10/11 mm Totallänge. Bei der in den Vergleich mit *Rana ridibunda* einbezogenen *Bufo calamita* handelt es sich um eine Kaulquappe mit eben durchbrechenden Vorderextremitäten und einem Alter von etwa 20 Tagen.

In der Stadienbezeichnung folgen wir bis Stadium 25 Shumway (1940). Die verschiedenen Altersstufen des auf gleichbleibendem Entwicklungsstatus beharrenden Stadiums 27 sind mit einem Index bezeichnet, der das Gesamtalter des Tieres angibt.

Die Larven wurden nach Anaesthesie in MS 222 Sandoz (1:1500) während 3 Stunden in Glutaraldehyd fixiert (1,5% mit 0,05 M Phosphat gepuffert, pH 7,2). MS 222 wirkt relaxierend auf die Skelettmuskulatur heterothermer Wasser-Vertebraten; gemäss Angaben von Govern et al. (zit. n. Bové 1967) wird bei *Rana pipiens* der Musculus ciliaris vom MS 222 nicht beeinflusst. Nach unsern

[1] Unterstützt durch Nationalfonds — Kredit Nr. 3.141.69.

Beobachtungen werden ausserdem die beiden larvalen Larynxmuskeln von *Rana ridibunda* von der relaxierenden Wirkung des MS 222 nicht betroffen.

Die Stadien 20—23 enthalten noch grosse Mengen von Dotterplättchen. Um lesbarere mikroskopische Bilder zu erhalten, entzogen wir n. BAKER zit. i. LISON (1960) die Dottersubstanz mit reinem Pyridin (bei 60° während 24 Stunden). Die der lichtmikroskopischen Untersuchung dienenden Schnittserien mit einer Schnittdicke von 4 μ wurden in der üblichen Weise hergestellt. Zur Färbung verwendeten wir vor allem das Gemisch n. LADEWIG.

Um den räumlich sehr begrenzten Aditus laryngis elektronenoptisch zu untersuchen, haben wir uns zu folgender vorläufiger Präparationsweise entschlossen. Wir schnitten die in Paraffin eingebettete und lediglich mit Glutaraldehyd fixierte Kaulquappe in Querschnitten bis unmittelbar vor die Kehlkopfregion, lösten das Paraffin aus dem ungeschnittenen Anteil und betteten ihn hierauf in Araldit ACM Ciba um. Die mit Glasmesser auf dem Ultramikrotom Porter-Blum MT-2 ausgeführten Schnitte wurden kontrastiert mit einer Mischung von Kaliumpermanganat und Uranilazetat.

BEOBACHTUNGEN UND ERGEBNISSE

Die früheste Anlage des Aditus laryngis ist bei Stadium 21 gleichzeitig mit den Ereignissen festzustellen, welche zur Bildung der Lungenanlagen führen. Das einen Tag nach Schlüpfen fixierte Tier zeigt am Oesophagus von kaudal nach rostral (in Abb. 1 von unten nach oben) folgende Veränderungen. Unmittelbar rostral des Pronephros bilden sich durch seitliche Auswölbung des Darmepithels die Lungenbuchten, im proximalsten Oesophagusgebiet haben sich die ventrolateralen Wandregionen des in Stadium 20 bereits etwas von seitlich zusammengedrückten Darmrohrs genähert und scheinen verwachsen zu sein. Schon einen Tag später erfolgen Gestaltwandlungen, die in Abbildung 1 für Stadium 23 festgehalten sind. Wegen der Ähnlichkeit der Larven 22 und 23 haben wir nur das eine der beiden Stadien gezeichnet. Es haben sich die ausgebuchteten Oesophagusbezirke des Stadiums 21 unmittelbar vor dem 1. Nephrostom jederseits zum Lungensäckchen abgeschnürt. Rostral dieser Lungensack-Zone stossen wir auf Oesophagus mit ventrolateral ausgebuchtetem Wandbereich, noch weiter proximal treffen wir auf die schon in Stadium 20 realisierte Situation mit den vertikal gestellten und wahrscheinlich verwachsenen Wandabschnitten: auf die Begrenzung des künftigen Aditus laryngis. Der Oesophagus hat sich unmittelbar bei Beginn dieser ersten Entwicklungsphase, an deren Anfang ausserdem die Öffnung des Mundes steht, geschlossen. Im Stadium 24, 4 Tage nach Schlüpfen, wird das Oesophaguslumen wieder sichtbar. Von kaudal nach rostral sind noch immer die für Stadium 23 beschriebenen Zonen zu beobachten: 1. in der Region

des Pronephros das Gebiet der vom Darm abgeschnürten Lungensäckchen, die sich inzwischen nach distal verlängert haben, 2. rostral anschliessend Oesophagus-region mit einer unpaaren ventralen Ausstülpung (Laryngotracheal-Grube) und

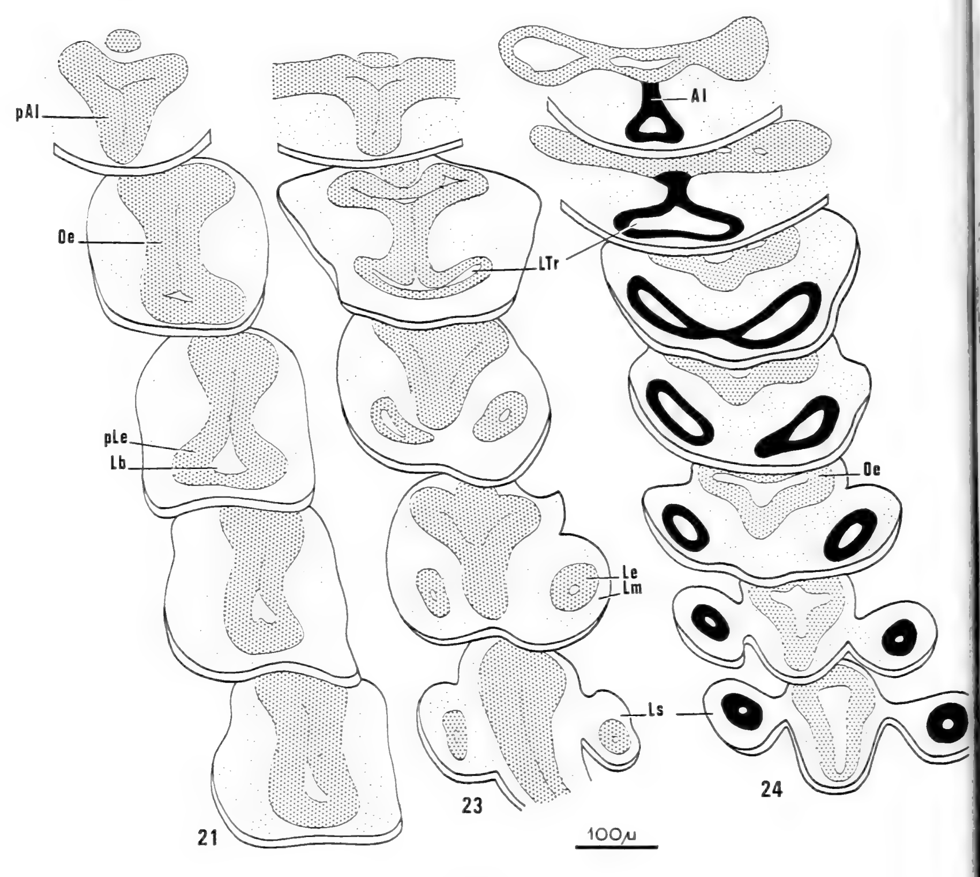


Abb. 1.

Entstehung der ersten Lungenanlagen und des Aditus laryngis von *Rana ridibunda*
Stadium 21 mit einem Alter von 7 Tagen und eben entstehender Lungenbucht (Lb) ventrolateral am Oesophagus (Oe), Stadium 23 mit abgeschnürten Lungensäckchen (Ls) und der Pars laryngotrachealis (LTr).
pAl praesumptives Epithel des Aditus laryngis, pLe praesumptives Lungenepithel, Le Lungen-epithel, Lm Lungenmesenchym.

3. nahe dem Kiemendarm die uns besonders interessierende Zone mit den verwachsenen und senkrecht gestellten ventralen Wandbezirken des Oesophagus, die den Aditus laryngis darstellen. Neu ist gegenüber Stadium 23 vor allem, dass sich zwischen Oesophagus und Lungen sowie die Laryngo-tracheal-Grube Mesenchym eingeschoben hat, sodass nun der Zusammenhang zwischen Verdauungs- und Respirationstrakt nicht mehr ohne weiteres auffällt. Der sagittale

Medianschnitt durch Stadium 24 in Abbildung 2 enthält die im Adultleben der Stimmerzeugung dienende Pars laryngotrachealis. Sie ist gegen den Kiemendarm durch die verwachsenen Wandbezirke des Aditus laryngis abgeschlossen. Wir

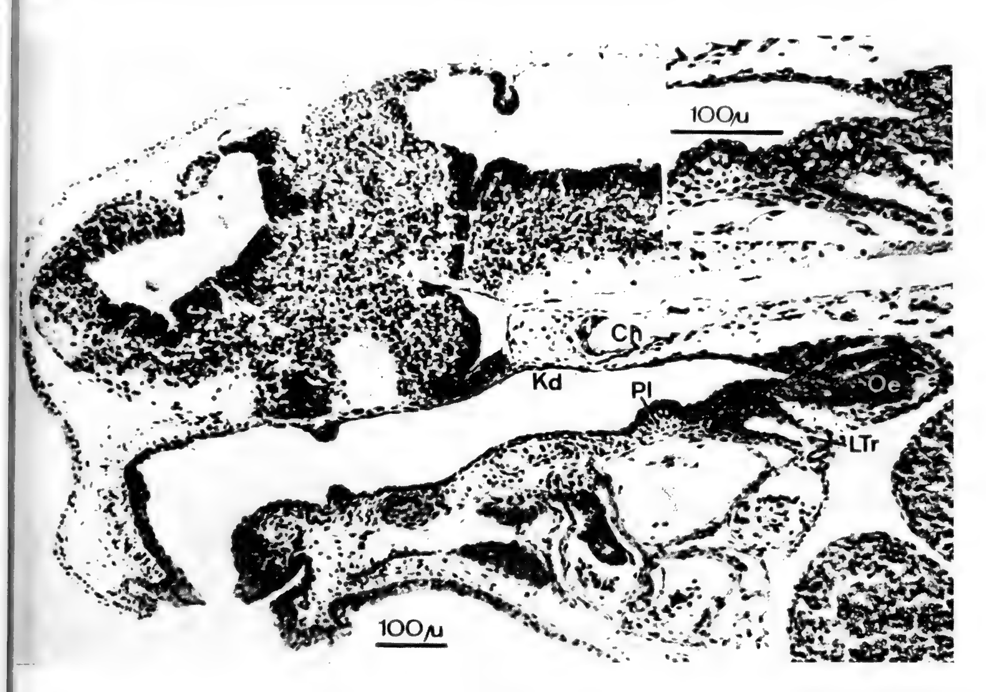


Abb. 2.

Medianer Sagittalschnitt durch Stadium 24, *Rana ridibunda* 4 Tage nach Schlüpfen
Ch Chorda dorsalis, Kd Kiemendarm, Pl Plica praelaryngea, Oe Oesophagus,
vA verwachsener Aditus laryngis.

beachten, dass das Kiemendarmepithel den Verwachsungsbezirk als einheitliche Schicht überzieht. Das gleiche Bild vermittelt ein Querschnitt durch Stadium 25 (Abb. 3): die hier allerdings nicht mehr vollständig verwachsenen Wände des Aditus laryngis sind noch von einer Schicht ausgedünnter Kiemendarm-Zellen überzogen.

Im Alter von 15 Tagen (immer noch Stadien ohne äusserlich sichtbare Gliedmassenanlagen) tritt bei den Larven eine auffällige Verhaltensänderung auf. Sie steigen immer wieder an die Wasseroberfläche und scheinen Luft aufzunehmen. Tatsächlich erscheinen beim Eröffnen der Tiere jetzt die Lungen prall mit Luft gefüllt, während sie vorher als gelbliche kleine Säckchen in der dorsalen Bauchhöhle kaum aufgefallen sind. Luftaufnahme setzt eine Verbindung des Kiemendarms und der Aussenwelt mit der Lunge voraus. Der in Stadium 24 und 25 noch geschlossene Aditus laryngis muss sich mittlerweile geöffnet haben. Ein

Querschnitt durch Stadium 27/15 (Abb. 3) zeigt uns diese Situation. Die zur Öffnung erforderlichen Larynxmuskeln sind ab Stadium 24 vorhanden, es fehlt aber das Knorpelskelett für ihre Insertion.

Schnitte durch ältere Individuen des Stadiums 27 (20/80 Tage) ergeben immer wieder Bilder, bei denen lichtmikroskopisch der Aditus laryngis geschlossen erscheint.

Diskussion

Es erhebt sich die Frage, wie dieser nach der Luftfüllung der Lungen auftretende Zustand der im Wasser lebenden Kaulquappen zu deuten sei. Handelt es sich um einen die künftige Larvenperiode hindurch realisierten transitorischen Verschluss durch Verwachsung oder Verklebung oder haben wir es mit einem statistisch häufiger als eine Öffnung realisierten und infolge der Fixation der Tiere erfassten Funktionszustand zu tun? In Richtung der zweiten Möglichkeit sprechen mehrere Fakten: 1. Während der Periode nach der Luftfüllung der Lunge beim eben besprochenen *Rana*-Stadium von 15 Tagen Alter beobachten wir, wie die Tiere nach lange dauernden Zwischenphasen an die Wasseroberfläche steigen und dort eine Gasblase ausstossen. Handelt es sich dabei um Luft aus der Lunge, so setzt der Vorgang eine vorübergehende Öffnung der Glottis voraus. 2. Bei *Bufo calamita* entwickelt sich die Lunge erst gegen Ende der Metamorphose. Die erste Luftfüllung erfolgt nach eigener Beobachtung nach Durchbruch der Vorderextremitäten und stattgefundener Resorption des Schwanzes etwa auf Rumpflänge. Der Aditus laryngis hat hier lange geschlossen zu bleiben. Betrachten wir ihn vor der Luftaufnahme im Querschnitt (Stadium mit eben durchbrechenden Vorderextremitäten), so begegnet uns eine Verwachsung (Abb. 3): die beiden Epithellamellen sind mittels eines Füllgewebes verbunden. Ein derartiger morphologischer Verschluss als Verwachsung findet sich bei *Rana ridibunda* nach Luftaufnahme nicht. 3. Auch der Vergleich mit der Adultsituation legt die Deutung des geschlossenen Aditus laryngis bei den *Rana ridibunda*-Larven als funktionellen Verschluss nahe. Die Frösche atmen bekanntlich auf zwei verschiedene Weisen. Während der Perioden der Mundatmung bleibt n. Gaupp (1904) die Kehlritze geschlossen und lediglich während der kurzen Momente der Abgabe von Luft durch die Lunge zur Mundhöhle sowie des Einpressens von Luft aus dieser zur Lunge liegt ein offener Aditus vor. Die Situation einer geschlossenen Kehlritze ist also während längerer Dauer realisiert und deshalb häufiger anzutreffen als jene mit offenem Aditus laryngis. 4. Die elektronenmikroskopischen Bilder erst zeigen deutlich, dass es sich bei unsern *Rana*-Stadien von mehr als 15 Tagen beim geschlossenen Aditus laryngis um einen funktionellen Verschluss handelt. Die beiden Epithellamellen sind bei der vorliegenden Präparation durch eine Spalte von 0,1–0,6 μ (von der Grundfläche der Villositäten aus

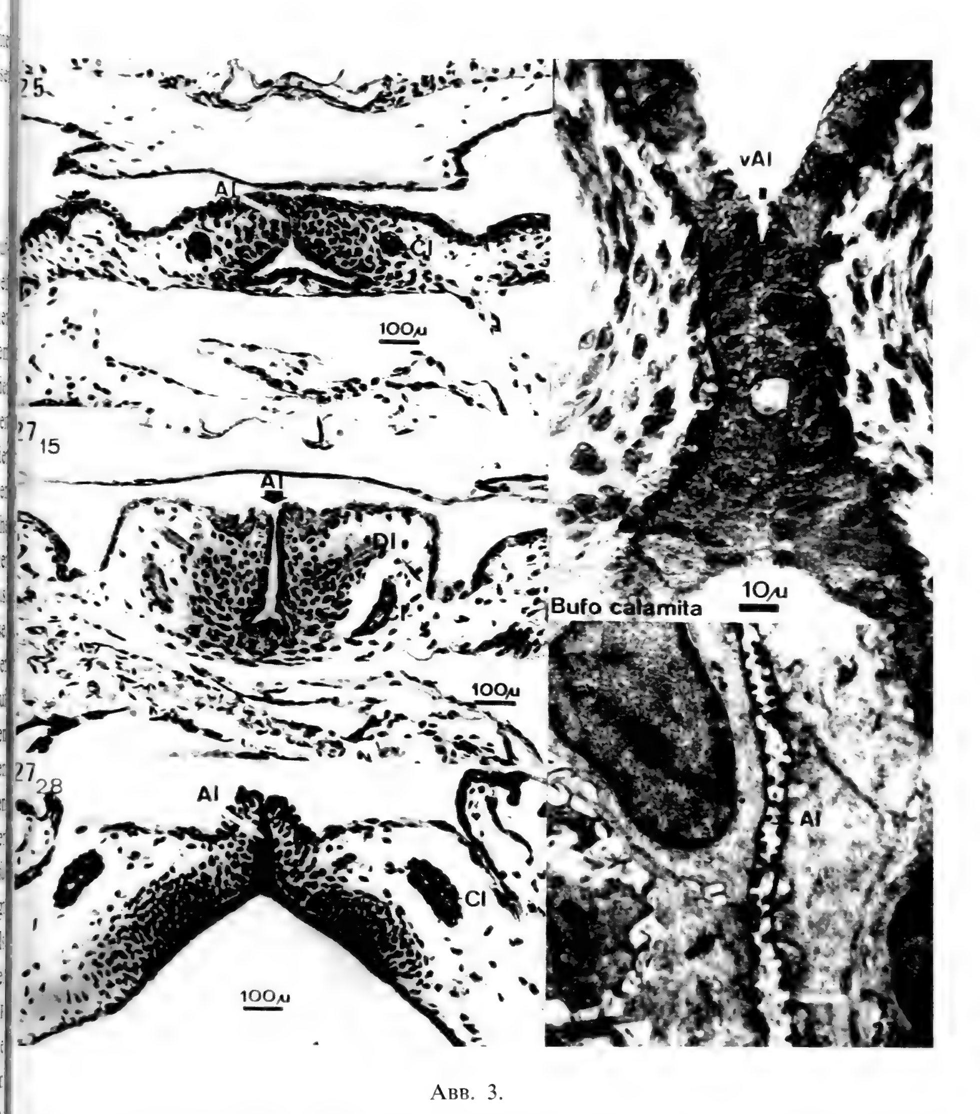


ABB. 3.

Licht- und elektronenoptische Bilder von Querschnitten des Aditus laryngis von *Rana ridibunda* der Stadien 25, 27/15, 27/28, 27/69 im Vergleich mit immersionsmikroskopischer Aufnahme des Aditus laryngis von *Bufo calamita*

Abb. 4.

Bild des Aditus laryngis im Elektronenmikroskop von *Rana ridibunda* 27/69 (Material nur in Glutaraldehyd fixiert, Schnitte kontrastiert in einer Mischung von Kaliumpermanganat und Uranilazetat. Weitere und vorläufige Präparationsweise s. S. 1115). Die Pfeile im Inset verweisen auf Zilien, die Sterne auf die Sekretkrypten. Länge der Mikrovilli, auf Serienschnitten und in einem mittleren Bereich des Aditus laryngis gemessen 0,16—0,19 µ.

gemessen) voneinander getrennt. Die Spalte wäre noch enger, hätten wir bei der Fixierung der Larven das Glycolemm erhalten können, z.B. durch Behandlung mit Glutaraldehyd-Alzianblau. Der durch Kontraktion des M. constrictor laryngis bewirkte Verschluss dürfte durch die Verzahnung der Mikrovillositäten und der Zilien sowie durch Abgabe eines Sekrets verstärkt werden.

Die dargestellten Verhältnisse des Aditus laryngis von *Rana ridibunda* sind insofern spezielle, als die Larven nach Erreichen des Stadiums 27 von 15 Tagen in ihrer Weiterentwicklung praktisch stillgestanden sind. Das Verharren auf der erwähnten Entwicklungsstufe dauert bei unserer Zucht bis zum jetzigen Zeitpunkt 7 Monate, die Gesamtontogenese anderer *Rana*-Arten nimmt 2—3 Monate in Anspruch.

Zusammenfassung

1. Die Entstehung des Aditus laryngis erfolgt gleichzeitig mit der Entwicklung der Lungenanlagen und wie diese durch Abgliederung aus dem Oesophagus.
2. Seine Öffnung geschieht nach etwa 15 Tagen Entwicklungsdauer durch Funktion des kurz zuvor entstandenen M. dilatator laryngis. Der Vorgang steht im Zusammenhang mit der Luftfüllung der vorher kollabierten Lunge.
3. Bei dem nach Luftfüllung auf Schnittbildern unserer Larven sehr häufig zu beobachtenden späteren Verschluss des Aditus laryngis handelt es sich um einen funktionellen Zustand und nicht um eine Verwachsung.

Résumé

1. Le développement de l'Aditus laryngis survient en même temps que l'apparition des ébauches pulmonaires. Comme pour ces dernières, il s'agit d'une évagination de l'oesophage.
2. L'ouverture de l'Aditus laryngis se passe après environ 15 jours de développement, grâce à l'entrée en fonction du muscle dilatateur du larynx apparu peu de temps auparavant. Le phénomène est en relation avec l'aération des poumons préalablement collabés.
3. L'examen des coupes de nos têtards permet de reconnaître une fermeture ultérieure de l'Aditus laryngis survenant après l'aération des poumons; cette observation très fréquente relève d'un état fonctionnel particulier et pas d'une fusion.

Summary

1. The development of the Aditus laryngis occurs simultaneously with that of the pulmonary primordium. Both anlagen derive from evaginations from the oesophagus.
2. The opening of the Aditus laryngis takes place at approximately the 15th development day because of the initial function of the laryngeal dilatator muscle which appeared a short time before. The phenomenon is in relation with the ventilation of the initially collapsed lungs.
3. The microscopic observation of the sections from our material allows to recognize a later closing of the laryngeal entrance which occurs after the ventilation of the lungs; this very frequent finding is related to a particular functional state and not to a cellular fusion.

LITERATUR

Bové, F. J. 1967. *MS-222 Sandoz. L'anesthésique et tranquillisant pour les poissons, grenouilles et autres animaux à sang froid.* Sandoz, Bâle.

Gaupp, E. 1904. *A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches, aufgrund eigener Untersuchungen durchaus neu bearbeitet. 3. Abt. Lehre von den Eingeweiden, dem Integument und den Sinnesorganen. Organa respiratoria propria.* Vieweg F. Braunschweig: 164-200.

Ladewig, P. 1944. *Eine histologische Übersichts- und Bindegewebsfärbung.* Schweiz. Med. W. schr. 5: 132-133.

Lison, L. 1960. *Histochimie et cytochimie animales,* Baker (1946). Gauthier-Villars, Paris: 755-756.

Shumway, W. 1940. *Stages in the normal development of Rana pipiens. 1. External form.* Anat. Rec. 78: 139-147.

— 1942. 2. *Identification of the stages from sectioned material.* Anat. Rec. 83: 309-315.

No 50. U. Rahm. — Zur Oekologie der Muriden im Regenwaldgebiet des östlichen Kongo (Zaire). (Mit 6 Textabbildungen)

Institut pour la recherche scientifique en Afrique Centrale (IRSAC) Kongo und Naturhistorisches Museum Basel.

Obwohl in den letzten Jahren in vermehrtem Masse Studien an Muriden im tropischen Afrika durchgeführt wurden (HANNEY 1965, DELANY und NEAL 1966, ANSELL 1960, MISONNE 1963 und 1965, DIETERLEN 1867*a* und *b*, RAHM und CHRISTIAENSEN 1963) sind Angaben aus dem Regenwaldgebiet sehr spärlich (HATT 1940, SANDERSON 1940, SOUTHERN und HOOK 1963, DELANY 1964, RAHM 1966, 1967, 1970, DELANY 1971). Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Rahmen eines Forschungsprogrammes über „Reservoire und Überträger tropischer Krankheiten in Zentralafrika" durchgeführt, das von der *Life Sciences Division, Army Research Office* (Grant No. DAHC-19-18-68-G-0006) unterstützt wurde.

Unser Untersuchungsgebiet liegt im aequatorialen Regenwald in der Umgebung von Irangi (2°10'S; 28°40'O, 800 m), wo das IRSAC eine Feldstation besitzt. Durch Untersuchungen in früheren Jahren waren wir mit der Lokalität und den dort vorkommenden Muriden gut vertraut. Die Gegend ist sehr hügelig und von vielen Bächlein und Flüsschen durchzogen. Innerhalb dieses Regenwaldgebietes können wir drei Hauptbiotope unterscheiden, die wir auch bei unseren Fängen berücksichtigten: 1. Primärer aequatorialer Regenwald auf den Hügeln, 2. Primärer aequatorialer Regenwald entlang von Wasserläufen mit sehr feuchtem Mikroklima, 3. Verlassene Felder der Eingeborenen oder junger Sekundärwald, die beide durch eine mehr oder weniger hohe und dichte Buschvegetation ausgezeichnet sind. In diesen drei Biotopen wurden im Laufe eines Jahres monatlich während je sechs Tagen mit 150 Ratten-Schlagfallen und 50 Lebendfallen (Mod. Longworth) Fänge durchgeführt. Jeden Monat wurde in den drei Biotopen ein anderer Fangplatz mit entsprechenden botanischen Bedingungen gewählt (Abb. 1). Die verlassenen Felder und der Sekundärwald wiesen allerdings nicht immer eine pflanzensoziologisch identische Zusammensetzung auf, da dies vom Alter des Sekundärwuchses abhängt. In den Biotopen zwei und drei wurden die Fallen jeweils in vier Reihen mit je 10 m Distanz gestellt, der Fallenabstand in den Reihen betrug drei bis vier Meter. Entlang der Bäche wurden die Fallen unmittelbar am Ufer beidseitig in zwei Reihen gelegt (Fallenabstand 3—4 m). Die Fallen wurden jeden Tag um acht Uhr morgens und um fünf Uhr abends kontrolliert. Als Köder verwendeten wir, wie in früheren Fängen, rohe Erdnüsse. Die Niederschläge für das Untersuchungsjahr sind aus Abbildung 2 ersichtlich.

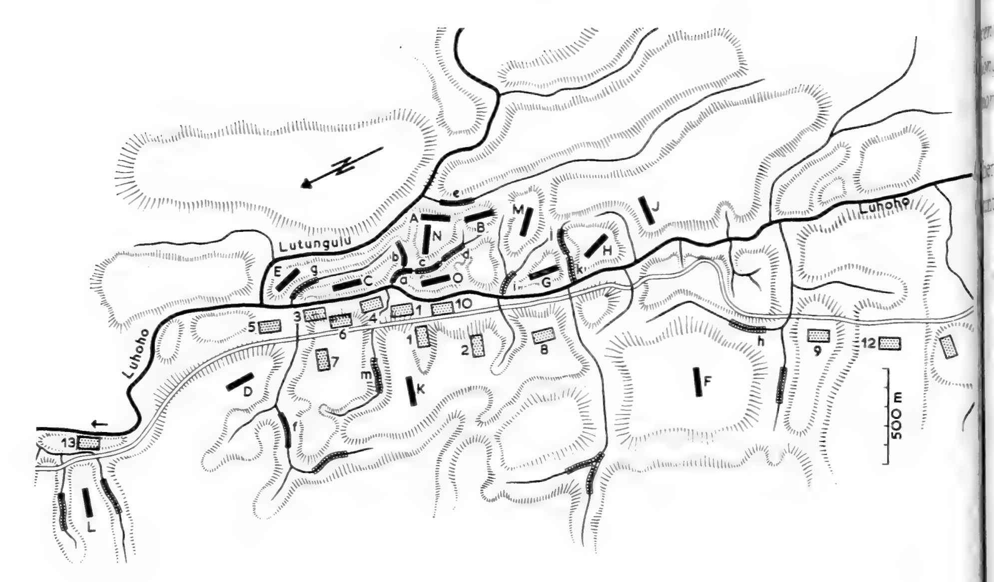


Abb. 1.

Fanggebiet in der Gegend von Irangi. A, B, C etc. = Fänge auf Hügeln. a, b, c etc. = Fänge entlang von Flüsschen. 1, 2, 3 etc. = Fänge in verlassenen Feldern.

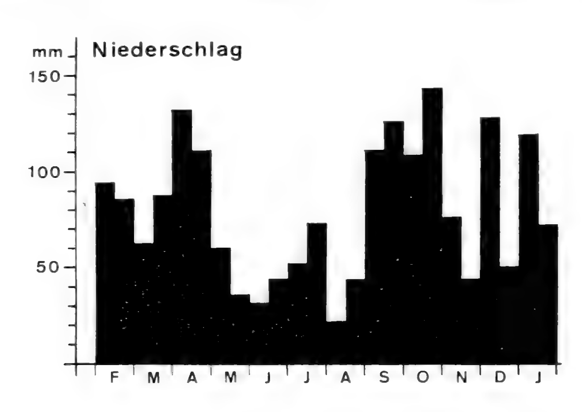


Abb. 2.

Niederschlag bei Irangi 1968.

Die monatlichen Temperatur maxima Durchschnittswerte schwankten zwischen 30° und 32° Cel., diejenigen der Temperatur minima lagen zwischen 15° und 17° Cel. (vergl. Rahm 1967). In allen drei Biotopen wurde während der Fänge mit Thermohygrographen das Mikroklima registriert (Abb. 3).

In den Fängen waren folgende Muridenarten vertreten: *Colomys goslingi*, *Hybomys univittatus*, *Hylomyscus alleni stella*, *Leggada minutoides*, *Lemniscomys striatus*, *Lophuromys aquilus laticeps*, *Lophuromys woosnami*, *Malacomys longipes*

entralis, *Oenomys hypoxanthus editus*, *Praomys jacksoni*, *Rattus rattus*, *Stochomys ongicaudatus*, *Deomys ferrugineus*, *Dendromus sp.*, *Thamnomys rutilans*, *Thamomys venustus kempi* (vergl. RAHM 1967).

Aus der graphischen Darstellung der Fangergebnisse in Abbildung 4 geht hervor, dass das Vorkommen der einzelnen Muridenarten in den drei Biotopen unterschiedlich ist. Wir können zwischen Ubiquisten, reinen Waldbewohnern

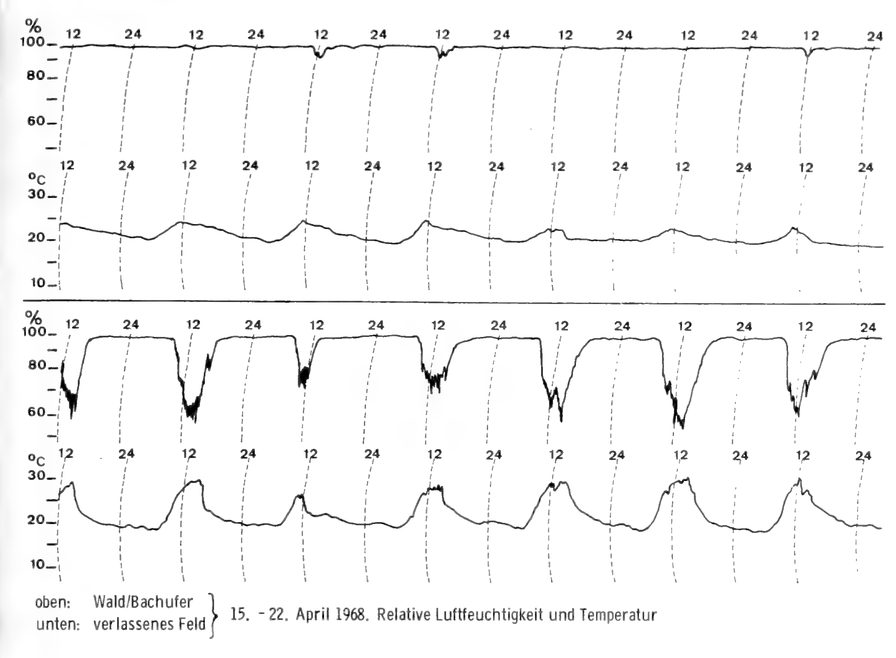


ABB. 3.

Beispiel der Klimabedingungen entlang eines Baches im Primärwald (Wald/Bachufer) und in einem verlassenen Feld. Aufzeichnung mit einem Thermohygrographen.

und solchen, die nur in verlassenen Feldern und im jungen Sekundärwald vorkommen, unterscheiden. Typische Waldbewohner sind *Malacomys*, *Colomys* und *Deomys*. *Thamnomys rutilans* scheint, nach diesen Fängen, ebenfalls reiner Waldbewohner zu sein, es hat sich aber gezeigt, dass diese baumbewohnende Art auch im jungen Sekundärwald auf Sträuchern und Bäumchen vorkommt. Die Arten *Oenomys*, *Lemniscomys*, *Leggada*, *Rattus* und *Dendromus* finden sich nur in den verlassenen Feldern und im jungen Sekundärwald. Die drei erstgenannten sind Savannenformen, die entlang der Strassen und Rodungen als Kulturfolger bis weit in den Regenwald hinein vorgedrungen sind. Die beiden Ubiquisten *Praomys* und *Lophuromys* haben eine Vorliebe für altes Kulturland und Sekundärwald. Interessant ist, dass *Lophuromys aquilus* auf den bewaldeten Hügeln fehlt; wir fingen dort nur ein Exemplar der Bergwaldform *Lophuromys woosnami*. Die

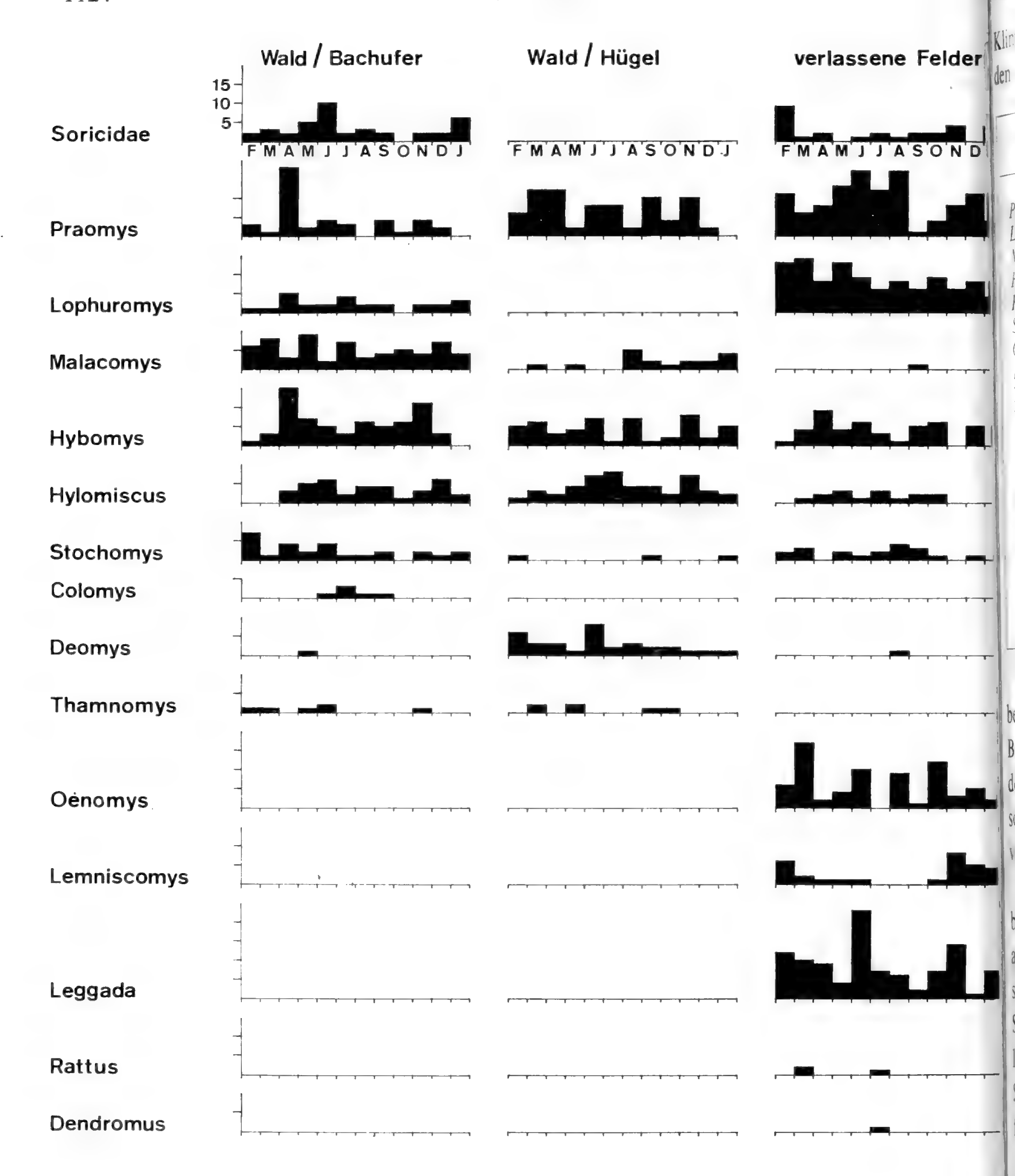


ABB. 4.

Zusammenfassung der monatlichen Fänge in den drei Biotopen nach Arten geordnet.

Soriciden fehlten ebenfalls auf den Hügeln. Auch *Stochomys* ist in diesem Biotop weit seltener. *Malacomys* und *Hybomys* halten sich vor allem in der Nähe der Bäche und Flüsschen auf. Bemerkenswert ist, dass *Deomys* eine eindeutige Vorliebe für die bewaldeten Hügel hat und in Wassernähe selten ist. Eine Korrelation zwischen der monatlichen Häufigkeit der Muridenarten und den wechselnden

Klimabedingungen ist kaum festzustellen. Vergleicht man die Gesamtzahl der in den drei Biotopen lebenden Muriden, so ergibt sich folgendes Bild:

	Wald/Bachufer	Wald/Hügel	sek. Wald	Total
Praomys	43	46	112	201
Lophuromys	26		104	130
Malacomys	62	18	1	81
Hybomys	65	51	44	160
Hylomyscus	36	47	15	98
Stochomys	27	3	19	49
Colomys	6			6
Deomys	1	33	1	35
Thamnomys	5	6		11
Thamnomys k.	1			1
Oenomys			71	71
Lemniscomys			29	29
Leggada			102	102
Rattus			3	3
Dendromus			1	1
	311	235	531	1077

Demzufolge leben in den verlassenen Feldern und im jungen Sekundärwald beinahe doppelt so viel Muriden wie im Waldesinnern, das dritte Biotop Wald/Bachufer nimmt eine Mittelstellung ein. Berücksichtigt man bei den Fängen in den verlassenen Feldern nur diejenigen Arten, die auch im Walde vorkommen, so beläuft sich die Zahl der Muriden auf 296. Demnach sind 44,3% der in den verlassenen Plantagen lebenden Muriden Kulturfolger oder Savannenformen.

Um zu erfahren, in welchem Masse die Muriden auf Bäume klettern und baumbewohnend sind, wurden im Regenwald an fünf, im jungen Sekundärwald an sieben verschiedenen Stellen während je sieben Tagen 50 Schlagfallen an schräg stehenden Bäumchen, auf Ästen und an Lianen montiert. Die Verteilung der Schlagfallen war zufällig und es wurde vor allem auf günstige Plazierungsmöglichkeiten geachtet. Im Walde wurden die Fallen bis in eine Höhe von 4 m, im Sekundärwald bis 3 m über dem Boden gestellt. Aus diesen Fängen können folgende Schlussfolgerungen gezogen werden:

	Regenwald			junger Sek. wald		Total
	— 2 m	— 3 m	— 4 m	— 2 m	— 3 m	
Praomys	7	6		9	6	28
Stochomys	3	3		5	4	15
Thamnomys	5	4	4	1	3	17
Hylomiscus	15	8	1	2	4	30
Malacomys	2					2
Oenomys				1		1

Malacomys geht praktisch nicht auf Bäume, bei den zwei Fängen handelt es sich um Tiere, die auf dicken schrägstehenden Baumstämmen in ca. 150 cm Höhe gefangen wurden. *Stochomys* war im Regenwald nur auf schrägen Bäumchen bis in eine Höhe von 3 m vorhanden. Im jungen Sekundärwald erklimmt diese Art Bäumchen und Lianen, aber es scheint nicht eine besonders gut kletternde Form zu sein. *Praomys* und *Hylomyscus* wurden auf Bäumchen und Lianen gefangen, im Sekundärwald auch auf Bananenstauden; beide Arten halten sich demnach regelmässig über dem Erdboden auf und können als kletternde Formen betrachtet werden. Die einzige echte baumbewohnende Gattung ist *Thamnomys*, *Thamn. venustus kempi* nur im Regenwald, *Thamn. rutilans* im Regenwald und vor allem im Sekundärwald. Wir haben von *Thamn. rutilans* in den relativ wenigen Fallen auf Bäumen und Lianen mehr Exemplare gefangen als in den vielen Bodenfallen. Dies manifestiert sich besonders schön im jungen Sekundärwald, wo diese Art nur in den über dem Erdboden gestellten Fallen gefangen wurde.

Da die Fallen morgens und abends kontrolliert wurden, kann die Aktivitätszeit der einzelnen Muridenarten ermittelt werden. (Abb. 5). Alle Arten, ausser *Oenomys*, *Hybomys*, *Lemniscomys* und *Lophuromys* sind fast ausschliesslich nachtaktiv, die erwähnten Arten sind bis zu 30% auch tagaktiv. Interessant ist die Feststellung, dass Arten, welche auch in Savannengebieten vorkommen (*Praomys*, *Leggada*, *Oenomys*, *Lemniscomys* und *Lophuromys*) im Waldgebiet bis zu 25% mehr nachtaktiv sind als in der Savanne. Die entsprechenden Aktivitätsdaten aus einem Savannengebiet im Kivu (RAHM 1967) sind als Vergleich in der Darstellung Abbildung 5 mit gestrichelten Kolonnen eingetragen.

Nahrung: Was die Nahrung der Muriden anbelangt, interessierte uns vor allem die Frage, welche Arten omnivor, frugivor oder insektivor sind. Es wurden total 289 Muridenmägen untersucht. Wir unterschieden: 1. Mägen mit nur vegetabilen Stoffen (V), 2. Mägen, die zu gleichen Teilen Pflanzen- und Insektenreste aufwiesen (V + J), 3. Mägen mit vegetabilen Resten und nur sehr wenig Insekten (V + (J)), 4. Mägen mit nur Insekten (J) und 5. leere Mägen.

	Anzahl	V	V + J	V + (J)	J	leer
Praomys	40	25	5	6	2	2
Lophuromys	28	4	18	2	3	1
Malacomys	60	35	6	14		6
Hybomys	41	15	3	16	2	5
Hylomyscus	42	28	4			10
Stochomys	25	21	1	1	2	
Colomys	7	1	2		2	2
Deomys	20	2	2		11	5
Thamnomys	5	4				1
Oenomys	13	8	1			4
Lemniscomys	8	2	2	2		2

Nach dieser Aufstellung sind einige Arten eher Vegetarier und andere omnivor. Eine Ausnahme bildet *Deomys*, die sich zur Hauptsache von Termiten ernährt. An pflanzlichem Material konnten wir folgende Arten bestimmen, von welchen Früchte oder Knollen verzehrt werden: *Manhiot utilissima*, *Lebrunnea bushaie*,

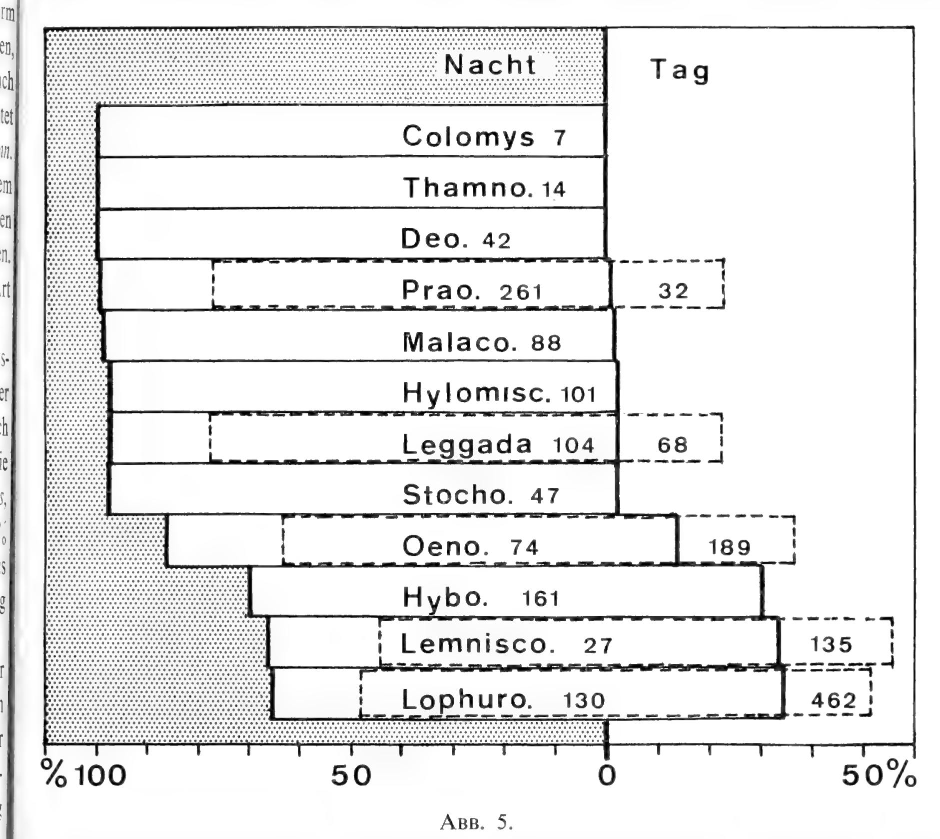


ABB. 5.

Aktivität der einzelnen Arten. Die Zahlen geben die Anzahl der daraufhin untersuchten Individuen an. Gestrichelte Kolonnen: Resultate aus einem Savannengebiet, die Tiere sind dort mehr tagaktiv.

Musa sp., *Uapaca zanzibarica*, *Staudtia stipilata*, *Elaeis guineensis*, *Aframomum sanguineum*, *Greuia mildbreadii*, *Treculia africana*, *Strombosia sheffleri*, *Pentadesma lebruni*, *Albizzia gumifera* (Harz). Die Termiten wurden uns von Herrn Dr. E. Ernst am Schweiz. Tropeninstitut bestimmt:

Pseudacanthotermes: *Deomys*, *Hybomys*, *Praomys*, *Lemniscomys*
Acanthotermes: *Deomys*, *Stochomys*

Im Zusammenhang mit den Magenuntersuchungen wurden die Darmsysteme ausgemessen. In der nachfolgenden Tabelle sind die Durchschnittswerte von je 10 Tieren pro Art angegeben:

	Mitteldarm	Blinddarm	Enddarm	Magen ccm
Praomys	582	30	120	ca. 4
Oenomys	467	98	351	5—6
Stochomys	600	59	210	6—7
Colomys	575	27	98	2—3
Malacomys	1095	43	197	7—10
Thamn. rutilans	450	102	269	5—6
Hybomys	521	72	216	ca. 7
Deomys	715	12	71	3—6
Leggada	274	9	63	ca. 0,5
Hylomyscus	419	28	91	?
Lemniscomys	375	36	140	3—4
Lophuromys	690	47	153	3—5

ABB. 6.

Blind- und Enddarm auf eine Standardlänge des Mitteldarmes berechnet. MD = Mitteldarm, BD = Blinddarm, ED = Enddarm.

Berechnet man die Blinddarm- und Enddarmlängen der einzelnen Arten auf eine Standardlänge des Mitteldarmes, so ergibt sich, dass diejenigen Arten, die vorwiegend insektivor sind, die kürzesten Blind- und Enddärme aufweisen (Abb. 6).

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die Artenzahl der Muriden, wenn man die Kulturfolger aus der Savanne nicht miteinbezieht, im Regenwaldgebiet kleiner ist als in Savannengegenden (Kivusee-Gebiet: 18, Irangi: 10). Berechnet man die pro Tag und Falle gefangenen Exemplare, so erbeutet man in der Savanne mehr als doppelt so viel Muriden (Irangi: 0,021, Kivusee-Gebiet: 0,052). Nur wenige Arten sind im Regenwald Boden- und Baumbewohner, Vertreter der Gattung Thamnomys leben auch in der Savanne in Sträuchern und Bäumchen. Im Regenwaldgebiet sind die Muriden mehr nachktaktiv als in der Savanne.

Résumé

En forêt équatoriale de l'est du Zaire des piégeages mensuels de rongeurs ont été fait durant toute une année dans trois biotopes (forêt sur colline, forêt le long des ruisseaux, jachères et jeune forêt secondaire). Figure 4 résume les données et il en résulte que quelques espèces préfèrent un des biotopes et que d'autres sont ubiquistes. Plusieurs espèces de savane ont pénétré dans la forêt mais n'existent que dans les jachères. Quelques espèces sont également arboricoles. L'activité des espèces de savane est plus nocturne en forêt qu'en savane. Le contenu stomacal a été analysé.

Summary

In the tropical rain forest of the eastern Zaire, traps for rodents were set monthly during one year in three different habitats (forest on hills, forest near brooks, abandoned native plantations). Figure 4 summarizes the results. Some species prefer one of the habitats, others are ubiquitous. Some savanna species invade the forest and are to be found in abandoned plantations. The activity of these species is more nocturnal in the forest region than in the savanna. The stomach contents were analysed.

LITERATUR

Ansell, W. F. H. 1960. *Mammals of Northern Rhodesia.* Lusaka: Government Printer.

Delany, M. J. 1964. *A study of the ecology and breeding of small mammals in Uganda.* Proc. zool. Soc. London 142: 347-370.

— 1971. *The biology of small rodents in Mayanja Forest, Uganda.* J. Zool. London 165: 85-129.

— and B. R. Neal. 1966. *A review of the Muridae (Order Rodentia) of Uganda.* Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) (Zoology) 13: 295-355.

Dieterlen, F. 1967 *a. Ökologische Populationstudien an Muriden des Kivuseegebietes (Congo). I.* Zool. Jb. (Syst.) 94: 369-426.

— 1967 *b. Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee-gebietes (Congo).* Z. Säugetierk. 32: 1-44.

Hatt, R. T. 1940. *Lagomorpha and Rodentia other than Sciuridae, Anomaluridae and Idiuridae, collected by the American Museum Congo Expedition.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 76: 457-604.

Hanney, P. 1965. *The Muridae of Malawi (Africa: Nyasaland).* J. Zool., London 146: 577-633.

Misonne, X. 1963. *Les rongeurs du Ruwenzori et des régions voisines.* Explor. Parc. nat. Albert, sér. 2, 14: 1-164.

— 1965. *Rongeurs.* Explor. Parc. nat. Kagera, sér. 2, 1: 77-118.

Rahm, U. 1966. *Les mammifères de la forêt équatoriale de l'Est du Congo.* Am. Mus. Roy. Afr. Centr. Sci. Zool. 149: 39-121.

— 1967. *Les Muridés des environs du lac Kivu et des régions voisines (Afrique Centrale) et leur écologie.* Rev. suisse Zool. 74: 439-519.

— 1970. *Note sur la reproduction des Sciuridés et Muridés dans la forêt équatoriale au Congo.* Rev. suisse Zool. 77: 635-646.

— et A. Christiaensen. 1963. *Les mammifères de la région occidentale du lac Kivu.* Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. (Zoologie) 118: 1-83.

Sanderson, J. T. 1940. *The mammals of North Cameroons Forest Area being the result of the Percy Sladen Expedition to the Mamfe Division of the British Cameroons.* Trans. zool. Soc., London 24: 623-725.

Southern, H. N. and O. Hook. 1963. *A note on small mammals in East African forests.* J. Mammal. 44: 126-129.

N° 51. **C. Reinhardt, U. Schulz, H. Hecker** und **T. A. Freyvogel.** — Zur Ultrastruktur des Mitteldarmepithels bei Flöhen (Insecta, Siphonaptera)[1]. (Mit 8 Textabbildungen)

Schweizerisches Tropeninstitut Basel

Einleitung

Es sind in der Schweiz seit einigen Jahren Untersuchungen zur Ultrastruktur des Mitteldarmes bei Zecken (Grandjean und Aeschlimann 1973), bei Fliegen (Moloo et al. 1970) und bei Stechmücken (Hecker et al. 1971*a*, 1971*b*; Stäubli

[1] Die vorliegenden Untersuchungen werden zum Teil vom „Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung" finanziert.

et al. 1966) im Gange. Um die Reihe der haematophagen Arthropoden zu erweitern, bezogen wir neuerdings drei Floharten mit ein, nämlich den Rattenoder Pestfloh, *Xenopsylla cheopis*, den Hühnerkammfloh, *Echidnophaga gallinacea* und den Sandfloh, *Tunga penetrans*. *X. cheopis* lebt, in beiden Geschlechtern, als temporärer Ektoparasit. Bei *E. gallinacea* verhält sich nur das Männchen in dieser Weise; das Weibchen neigt zu stationärem Ektoparasitismus, indem es den Kopf in die obersten Hautschichten des Wirtes einbohrt und sich mit dem Stechrüssel festsetzt. Sein Abdomen hypertrophiert in der Folge beinahe um das Doppelte (SUTER 1964, VASHCHENOK 1966). Bei *T. penetrans* liegen analoge Verhältnisse vor. Das Männchen bleibt temporärer Ektoparasit. Das Weibchen hingegen bohrt sich soweit in die Haut des Wirtes ein, bis nur noch eine kleine Öffnung übrig bleibt, durch welche der Floh atmet, seine Exkremente und, später, die Eier ausstösst. Dabei hypertrophiert das Abdomen bis zu Erbsengrösse (GEIGY und HERBIG 1949).

Die Ausdehnung der Untersuchungen an haematophagen Arthropoden erfolgt also an den hochentwickelten Siphonaptera, und zwar an drei Arten, welche, untereinander verglichen, eine sich steigernde Spezialisierung an die parasitische Lebensweise aufzeigen. Die später zu erwartenden Resultate sollen uns einerseits erlauben, mehr Allgemeines über den Bau des Mitteldarmepithels bei blutsaugenden Arthropoden auszusagen, und andererseits festzustellen, inwiefern erhöhte parasitische Spezialisierung — unterschiedliche Nahrung und unterschiedliche Art der Nahrungsaufnahme — eine Entsprechung in der Feinstruktur der Mitteldarmepithelzellen findet.

MATERIAL UND METHODEN

Alle verwendeten Flöhe stammen aus Ostafrika. *X. cheopis* wird seit mehreren Jahren am Schweiz. Tropeninstitut auf Goldhamstern gezüchtet. *E. gallinacea* wurde im Sommer 1971 in Ifakara (Tanzania) von Hühnern frisch gewonnen und wird seither ebenfalls auf Hamstern im Laboratorium gezüchtet. *T. penetrans* lässt sich unter künstlichen Bedingungen kaum züchten. In probeweisem Umfange ist Material zwar bereits vorhanden, doch steht seine Gewinnung in grösserem Umfange noch bevor. Im folgenden beschränken wir uns deshalb darauf, über erste Ergebnisse an *X. cheopis* und *E. gallinacea* zu berichten.

Bei diesen beiden Arten wurden bisher die Mitteldärme in insektenphysiologischer Kochsalzlösung oder im Vorfixierungsmittel seziert und nach gebräuchlichen Methoden für die Elektronenmikroskopie präpariert (HECKER et al. 1971 a).

Vorläufige Resultate

Die folgenden Resultate wurden an ungefütterten Flohweibchen gewonnen. Im Übersichtsbild (Abb. 1) stellt sich bei *X. cheopis* das Mitteldarmepithel als eine einschichtige Zellage dar, welche gegen das Lumen von einem durchgehenden Microvillibesatz und gegen das Haemocoel vom basalen Labyrinth und einer ausgeprägten, leicht gefalteten Basallamina begrenzt wird. An Organellen erkennt man Zellkerne, Mitochondrien sowie, in unterschiedlicher Dichte, Vakuolen. Das Darmrohr umgeben kollagenähnliche Fasern und Muskelzellen. Bei höherer

---

Abb. 1.

X. cheopis ♀, 1 Std. nach Schlüpfen, Querschnitt durch den Mitteldarm. Lumen (lu), Haemocoel (ha), Muskelzellen (mu), Kern (nu), Vakuolen (va), kollagenähnliche Fasern (——➤). 2800 ×.

Abb. 2.

X. cheopis ♀, 1 Std. nach Schlüpfen, Epithelzelle quer. Lumen (lu), Haemocoel (ha), Kern (nu), Mitochondrien (m), basales Labyrinth (bl), Interzellulärspalt (⇉), Basallamina (➤). 9200 ×.

Abb. 3.

X. cheopis ♀, Basallamina tangential. 180,000 ×. (Für Erklärung der Pfeile s. Text)

Abb. 4.

X. cheopis ♀, Basallamina quer. Haemocoel (ha). 180,000 ×. (Für Erklärung der Pfeile s. Text).

Abb. 5.

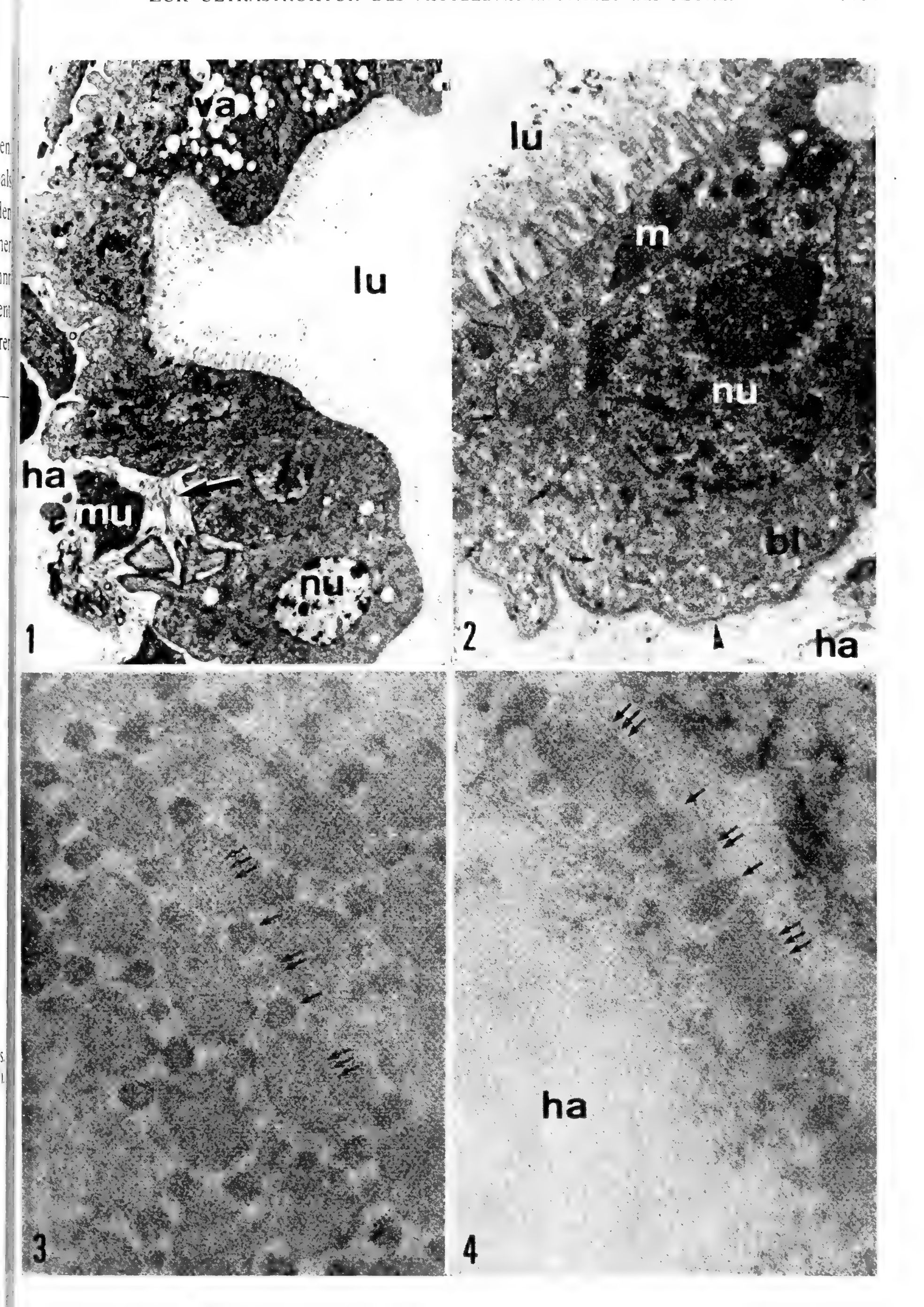
E. gallinacea ♀, 8 Tg. nach Schlüpfen, Längsschnitt durch hinteren Teil des Mitteldarms. Lumen (lu), Haemocoel (ha), Längs- und Quermuskulatur (mu), heterogene Einschlüsse (va). 5500 ×.

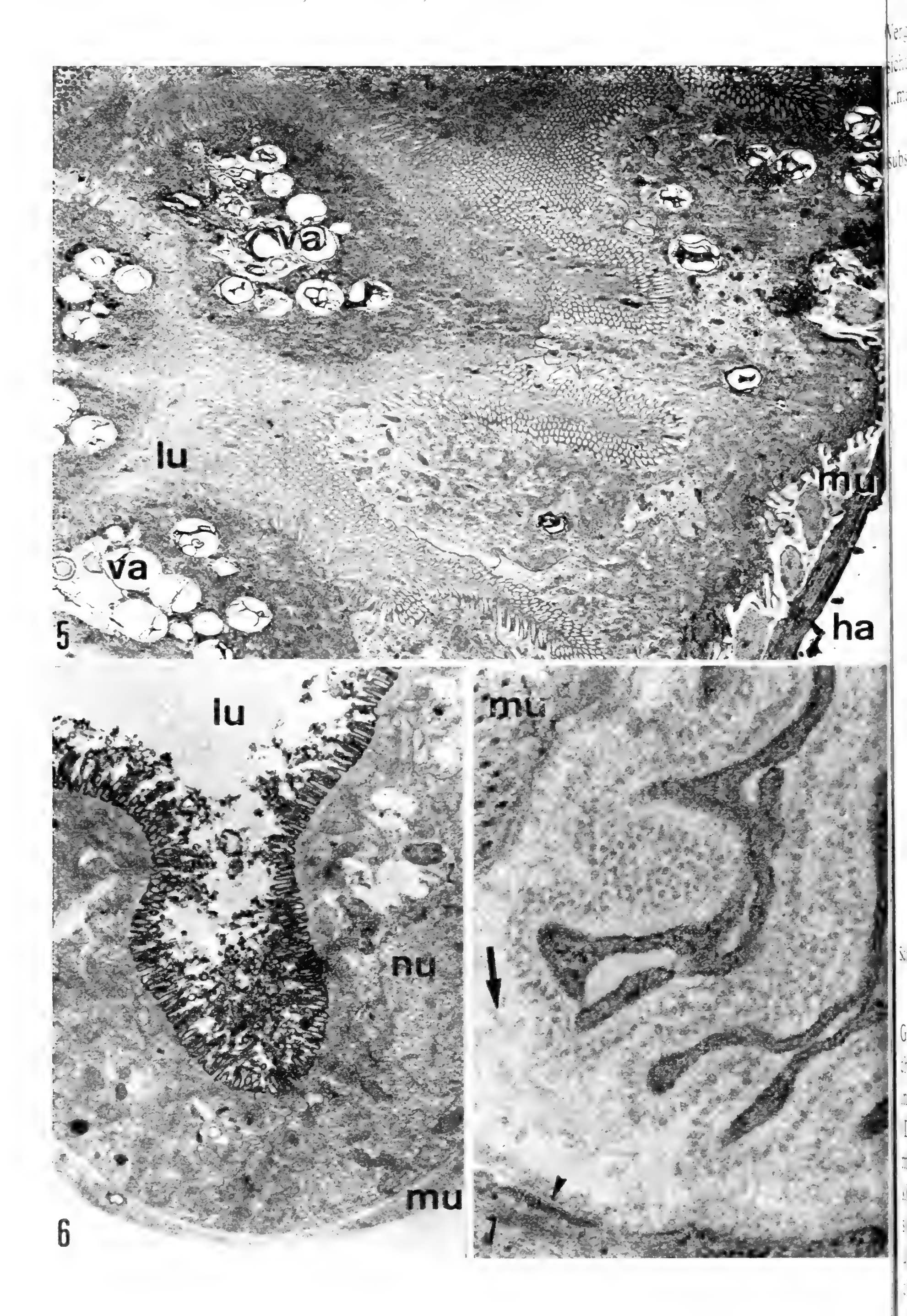
Abb. 6.

E. gallinacea ♀, 8 Tg. nach Schlüpfen, Mitteldarmepithel (vorderer Teil) quer, Lumen (lu), Muskelzelle (mu), Kern (nu). 5400 ×.

Abb. 7.

E. gallinacea ♀, gefaltete Basallamina tangential und quer getroffen. Kollagenähnliche Fasern (——➤), Muskelzelle (mu) mit Hemidesmosomen (➤). 60,000 ×.


va
lu
ha
mu
nu
1
lu
m
nu
bl
2
ha
3
ha
4


va
lu
va
mu
ha
5
lu
nu
mu
6
mu
7

ergrösserung (Abb. 2) werden endoplasmatisches Reticulum und freie Ribosomen ichtbar, wie auch Interzellularspalten mit verschiedenen Desmosomentypen „maculae adhaerentes", „septate junctions" und „gap junctions").

Die Basallamina (Abb. 3 und 4) besteht aus fein filamentöser Grundubstanz, in welche in regelmässiger Anordnung dichtere Partikel dreierlei

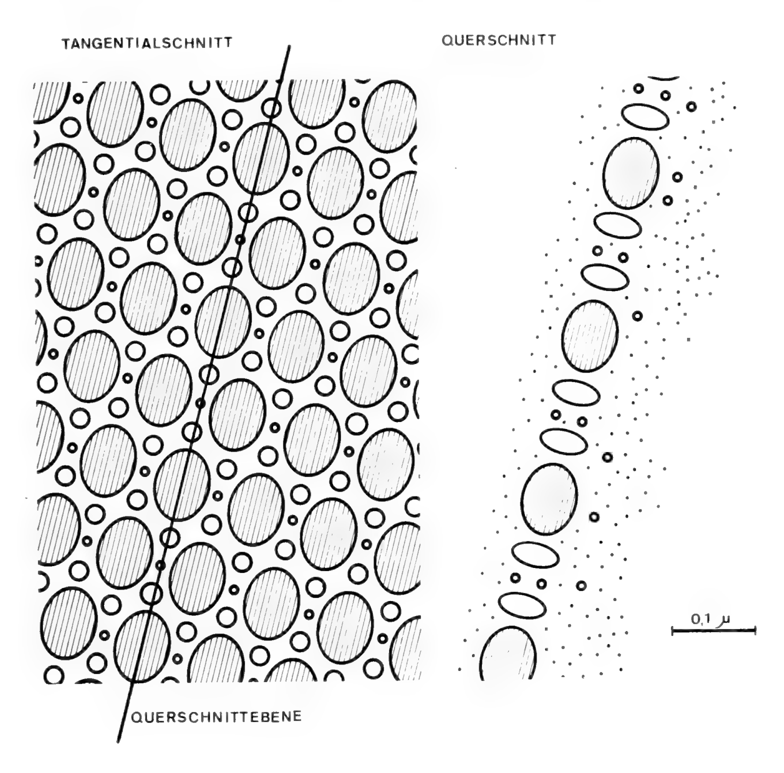


Abb. 8.

Schema der regelmässigen Struktur der Basallamina des Mitteldarmepithels bei *X. cheopis* ♀, Tangential- und Querschnitt.

Grösse eingelagert sind. Die grössten (ca. 95 mμ in Längs-/ ca. 70 mμ in Querrichtung) erscheinen ovoid geformt; die mittleren (ca. 55 mμ in Längs-/ ca. 25 mμ in Querrichtung) können als stäbchenförmig bezeichnet werden; die kleinsten (Durchmesser ca. 20 m μ) dürften annähernd kugelförmig sein. Grosse und mittlere Partikel sind in die Grundsubstanz der Basallamina einschichtig, die kleinsten Partikel paarweise übereinander eingelagert. Zusätzliche kleinste Partikel sind, in unregelmässiger Verteilung, den andern Partikeln gegen das Haemocoel überlagert. Im Querschnitt (Abb. 4 und 8) tritt die Partikelsequenz am deutlichsten zu Tage: grösste (3 Pfeile) — mittlere (1 Pfeil) — kleinste (2 Pfeile) — mittlere — grösste usw. Dieselbe Sequenz ist auch im Tangentialschnitt (Abb. 3

gebiet von BARIGOZZI (1963). Es umfasst 62 Gemeinden und erstreckt sich üb 1640 km². Zwischen dem 17. August 1969 und 21. Dezember 1970 interviewte wir 196 im Untersuchungsgebiet wohnafte Männer, meist (88,8%) Jäger, Wal arbeiter (inkl. Förster) oder Wildhüter. Von weiteren 30 Personen wurden einzeln Beobachtungen aufgenommen. Die Auswahl der Befragten erfolgte nicht statistisc zufällig, sondern es wurden mittels Erkundigungen bei Wildhütern die Adresse der Personen mit der grössten Bärenerfahrung ausfindig gemacht.

Die Speicherung und Auswertung der insgesamt 916 Beobachtungen — di sich über den Zeitraum von 1913 bis 1970 verteilen — erfolgte mittels Randloch karten (ORGACARD AG, Basel). 32 Beobachtungen mussten wegen Unglaubwürdig keit (7 Karten), doppelter Angabe (zwei Befragte berichten über das gemeinsam Erlebnis, 10 Karten), Abhängigkeit der Ereignisse (gleicher Beobachter sieht ar gleichen Tag mehr als einmal einen Bären, also vermutlich das gleiche Tie 4 Beobachtungen) bzw. wegen mangelnder Präzision (z.B. „in diesem Gebie sieht man oft Bären", 11 Karten) für die exakte Analyse ausgeschieden werden Bei 44 Beobachtungen fehlte die Monatsangabe und 7 waren der Art nac ungeeignet für die jahreszeitliche Analyse der Beobachtungshäufigkeiten (Finde von Winterlagern), womit noch 836 Beobachtungen für unsere Zwecke verbleiben Von diesen sind 26,7% Sichtbeobachtungen; die anderen beziehen sich au Spuren (Fussabdrücke), Kot, Schäden und „Fast-Sichtbeobachtungen" (Bä gehört oder sonst unmittelbare Anwesenheit festgestellt ohne das Tier wirklic zu sehen). Fast alle (97,85%) Beobachtungen sind sogenannte Zweithand beobachtungen, d.h. es sind persönliche Erlebnisse der Befragten; nur in Aus nahmefällen wurden Beobachtungen von Drittpersonen aufgenommen.

63 (7,5%) der Angaben beruhen auf Tagebuchaufzeichnungen. Zum grösste Teil haben also die Gewährsleute den Monat bzw. die in Frage kommende Monate aus der Erinnerung angegeben (siehe Tabelle 1). Um keine Informatio zu verlieren, wurde bei Angabe von 2 möglichen Monaten bei den nach de fortlaufenden Registriernummer geordneten Beobachtungen alternierend de

TABELLE 1

Die Exaktheit der Monats-Schätzung durch die Gewährspersonen[1].

	Anzahl der als möglicherweise zutreffend angegebenen Monate				TOTAL
	1	2	3—4 (Jahreszeit)	Keine Angabe	
Anzahl Beobachtungen	716	128	28	44	916
%	78,2	14,0	3,1	4,8	100

[1] Bezieht sich auf alle 916 Beobachtungen

ühere, dann der spätere, bei 3 Monatsangaben der mittlere Monat in die Karte elocht und bei 4 wurde der zu verlochende Monat mittels einer Zufallszahlentafel Documenta Geigy 1968) festgelegt.

Resultate

Abbildung 1 zeigt die Verteilung aller Beobachtungen, wobei insbesondere ie Bimodalität (Zweigipfeligkeit) auffällt. Nach einem ersten, deutlichen Höheunkt im Mai geht die Beobachtungszahl im uni auf knapp die Hälfte zurück, um dann egen den Herbst hin kontinuierlich und stark nzusteigen und im Oktober den zweiten, usgeprägteren Höhepunkt zu erreichen. Die ingezeichnete Jagdzeit (im Mai = Balzjagd uf Auer- und Birkhahn) stimmt genau mit len Höhepunkten überein und lässt die Vermutung aufkommen, die Bimodalität sei lurch erhöhte Begehungsfrequenzen während ler Jagd entstanden. Aber aus Abbildung 2 ist zu ersehen, dass wohl die Beobachtungen der Jäger einen ausgeprägteren Herbstgipfel aufweisen, im Frühjahr dagegen praktisch gleich verteilt sind wie die Beobachtungen der Nichtjäger, Wildhüter und Waldarbeiter. Dies erstaunt insofern nicht, als die Herbstjagd die Balzjagd an Bedeutung stark übertrifft.

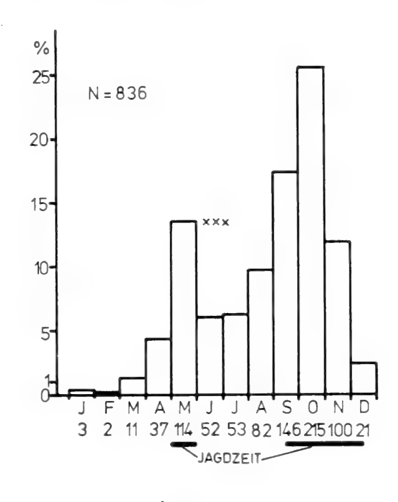


Abb. 1.

Die jahreszeitliche Verteilung aller 836 Beobachtungen.

Die Zahlen unter den Monatsinitialen geben die absolute Anzahl der Beobachtungen an (N = deren Summe). XXX: statistisch sehr gut gesicherter Mai—Juni—Unterschied (p kleiner als 0,1 %)

Auch die Aufgliederungen nach verschiedenen Beobachtungsarten zeigen mit Ausnahme der Schäden im Wesentlichen die gleiche Verteilung mit einem einmonatigen Gipfel im Mai und dem zweiten, breiteren Höhepunkt im Oktober (Abb. 3). Die 34, von Wildhüter J. Pederniana aufgezeichneten, aus den Jahren 1961 bis 1965 stammenden Beobachtungen zeigen ebenfalls ein ähnliches Verteilungsmuster (Abb. 4). Diese gute Übereinstimmung könnte allerdings teilweise auf Zufall beruhen (geringe Beobachtungszahl). Aus Abbildung 5 ist zu entnehmen, dass auch die Häufigkeiten der Sichtbeobachtungen von Bärinnen mit Jungen dem gleichen Muster folgen.

Zusätzlich wurden 14 weitere, hier aus Platzgründen nicht wiedergegebene Verteilungen geprüft. 10 willkürlich nach der fortlaufenden Beobachtungsnummer gebildete Klassen (Klasse I = Nrs. 1—99, Klasse II = Nrs. 100—199 etc.) zeigten alle im Mai den einen und im Oktober (8 Fälle) bzw. September (2 Fälle)

den zweiten Höhepunkt. Die nach den 4 Beobachtungsarten (Abb. 3) aufge gliederten Karten der Nichtjäger, Wildhüter und Waldarbeiter stimmen — mi der interessanten Ausnahme der Sichtbeobachtungen (Herbstmaximum ir August) — im Wesentlichen mit Abbildung 3 überein.

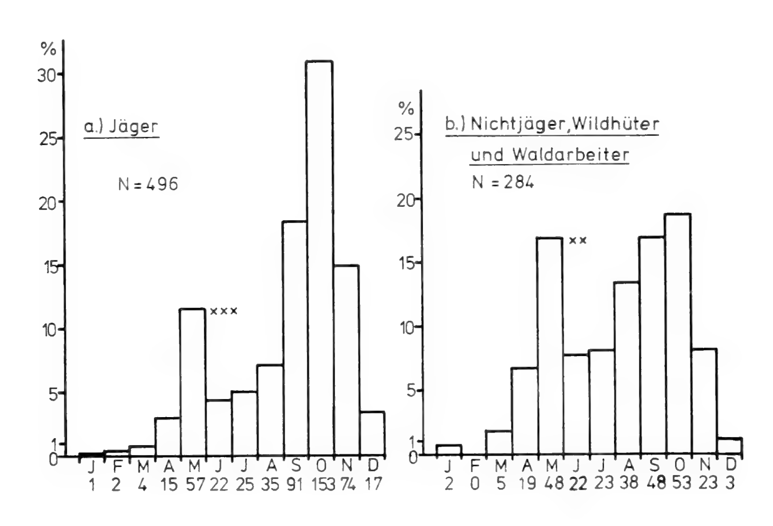


Abb. 2.

Vergleich der Verteilungen der Beobachtungen der Jäger und Nichtjäger, Wildhüter und Waldarbeiter (inkl. Förster).

49 Beobachtungen von Leuten, bei denen nicht bekannt ist, ob sie Jäger sind sowie 7 Beobachtungen eines ehemaliger Wildhüters und jetzigen Jägers sind hier nicht verwendet worden.
XXX: sehr gut gesichert (p kleiner als 0,1 %), XX: gut gesichert (p kleiner als 1 %)

Diskussion

a. *Winterruhe*

Es ist bekannt, dass in milderen Gegenden die Bären das ganze Jahr hindurch eine gewisse Aktivität zeigen. So sind sowohl aus den Pyrenäen (Couturier 1954, p. 528 *f*) wie aus dem Mittelmeereinflüssen ausgesetzten südlichen Slowenien (L. Švigelj, Kočevje, mündlich, Nov. 1969) Bärenbeobachtungen aus allen Wintermonaten bekannt. In unserem Untersuchungsgebiet befinden sich die Haupteinstände und Winterlager auf einer Höhe von ca. 1400 bis 2000 m ü.M. (Roth, in Vorbereitung) und hier ist der Winter klimatisch deutlich ausgeprägt (Tabelle 2). Es kam für uns daher überraschend, in allen Monaten Beobachtungen zu erhalten. Die 37 Beobachtungen von Dezember bis März (Abb. 1) machen allerdings weniger als 5% (4,4%) aller Beobachtungen aus. Wir leiten daraus ab, dass die Winterruhe im Trentino meist von Dezember (oder mitte Dezember) bis März, also ca. 4 (3½) Monate dauert.

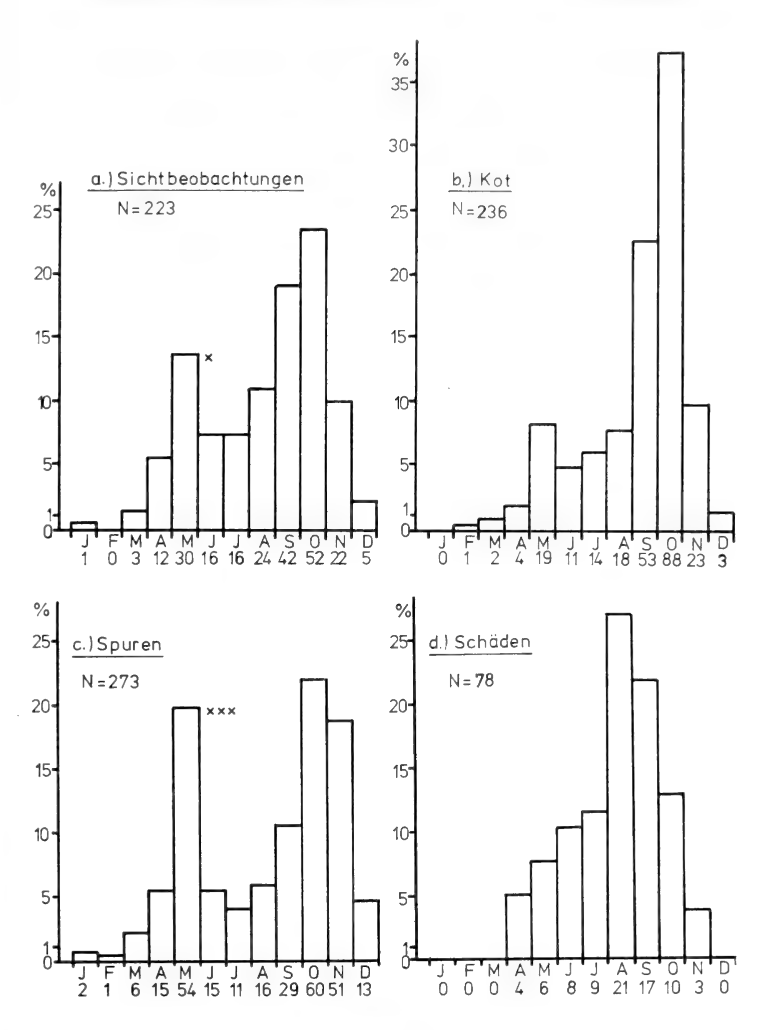


ABB. 3.

Die Verteilungen der verschiedenen Beobachtungsarten.

Beobachtungen, bei denen neben Kot auch Spuren gefunden wurden, haben wir zur Gruppe „Kot" gezählt, weil oftmals, wenn einmal die Präsenz eines Bären festgestellt ist, auch sehr undeutliche Zeichen als Spuren bezeichnet werden. Bei den Schäden handelt es sich zum grossen Teil um Schafrisse. Die 7 Fälle von direkten Beobachtungen beim Reissen sind zu den Schäden und nicht zu den Sichtbeobachtungen gezählt worden. 26 Beobachtungen „Bär fast gesehen" (z.B. gehört, anschliessend durch Kot und Spuren bestätigt) werden in dieser Analyse nicht berücksichtigt. XXX: statistisch sehr gut gesichert (p kleiner als 0,1 %); X: schwach gesichert (p kleiner als 5 %).

Nach den Daten von ELGMORK (1962) (Abb. 6) erstreckt sich in Südnorwegen die Winterruhe — nach dem gleichen Kriterium (alle Wintermonate die zusammen höchstens 5 % aller Beobachtungen enthalten) beurteilt — von November bis März, also 5 Monate, wobei interessanterweise offenbar nur der Beginn der Ruhezeit vorverschoben wird, das Ende aber fest bleibt. COUTURIER (1954, p. 529 *f*) nimmt für die Pyrenäen die Periode von anfangs Dezember bis mitte März als

Ruhezeit an und CRAIGHEAD und CRAIGHEAD (1969) beobachteten bei 3 Winterlagern des Grizzlybären (*U. arctos horribilis*) im Yellowstone National Park auf etwa 2500 m ü.M. den Beginn der Winterruhe am 5. bzw. 10. November.

TABELLE 2

Einige Klimaangaben zur Charakterisierung des Winters im Bärengebiet des Trentino.

	Höhe der Station über Meer	
	1414 m	1850 m
Mittlere Januartemperatur	−3,5° C	−7,6° C
Mittlere maximale Schneehöhe im Januar	(110 cm)[1]	167 cm
Mittlere Anzahl Tage mit Schnee auf Boden	(150)[1]	190,2
Periode mit Schnee auf Boden	(Okt.—Nov. bis April)[1]	Oktober bis Mai

[1] Die in Klammern gesetzten Werte wurden mittels Interpolation geschätzt.
Die Daten wurden Publikationen der Uffici Idrografici, Sektionen Venedig und Mailand, entnommen.

b. *Aktivitätsschwankungen im Frühjahr, Sommer und Herbst*

Von allen untersuchten Verteilungen fehlt nur bei den Schäden der charakteristische Mai-Gipfel (Abb. 3 *d*). Die Schadenhäufigkeit wird wohl eher von der Verfügbarkeit von Kleinvieh auf abgelegenen Alpen zur Nachtzeit bestimmt als direkt durch die Aktivität der Bären. Bei den anderen 21 Verteilungen (Abb. 1 bis 5 und 13 zusätzliche Verteilungen, Schäden „Nichtjäger" nicht gezählt) finden wir nur im Herbst eine gewisse Variabilität (Gipfel im Oktober 17 mal, September 3 mal und August 1 mal). Für diese Variabilität fehlt uns — abgesehen von der Möglichkeit zufälliger Ergebnisse bei relativ kleinen Zahlen — gegenwärtig eine einleuchtende Erklärung.

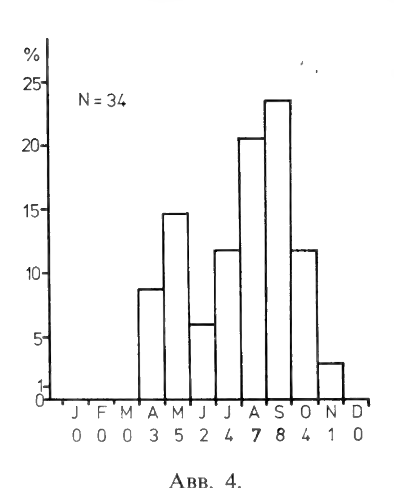


ABB. 4.

Die Verteilung der aufgezeichneten Beobachtungen von Wildhüter J. PEDERNIANA.

Es handelt sich um 3 Sichtbeobachtungen, 2 Schäden und im übrigen Kot- und Spurfunde.

Bei der Verteilung der Kotfunde (Abb. 3 *b*) bemerkt man einen sehr stark ausgeprägten Oktober-Höhepunkt. Vermutlich ist dies auf eine im Herbst heraufgesetzte Defäkationsrate zurückzuführen, besitzen wir doch aus Gefangenschaftsbeobachtungen Anhaltspun

te dafür, dass diese im Verlaufe des Jahres starken Schwankungen unterworen ist (unveröffentlichte Daten).

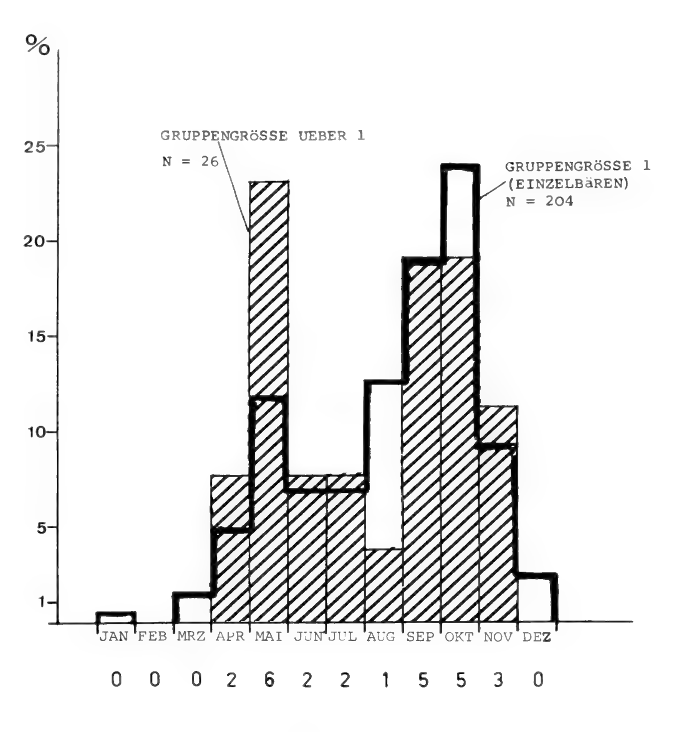


Abb. 5.

Die Verteilung der Sichtbeobachtungen, aufgegliedert in Beobachtungen von Einzelbären und Bärengruppen (wie wir annehmen, handelt es sich dabei meist um führende Bärinnen).

Hier wurden auch die 7 direkt beobachteten Risse zu den Sichtbeobachtungen gezählt.
Die Zahlen unter der Ordinate beziehen sich auf die Sichtbeobachtungen der Bärengruppen über 1.

In Tabelle 3 sind einige mögliche Ursachen der beobachteten Bimodalität zusammengestellt. Wie ersichtlich ist, genügt keine der angeführten Ursachen für sich allein, sondern höchstens in Kombination mit anderen, zur Erklärung aller beobachteten Verteilungen. Die genaue Übereinstimmung (Frühjahrsmaximum immer im Mai, Herbstmaximum meist im Oktober) der Verteilungen macht aber eine starke Heterogenität des dahinter verborgenen Ursachesystems unwahrscheinlich, und es ist daher plausibler, einen einzigen Hauptgrund anzunehmen. Die Hypothese einer stark schwankenden Wander-Aktivität der Bären scheint uns die Beobachtungen am einfachsten zu erklären. Mit zunehmender Tagesstrecke hinterlässt der Bär mehr Fussabdrücke und zerstreut seine Kote über eine grössere Fläche, was zu einer erhöhten Beobachtungswahrscheinlichkeit führt. Wie der folgende Ansatz, dessen Herleitung aus Platzgründen übergangen

TABELLE 3

Mögliche, einzeln aber nicht alle beobachteten Verteilungen erklärende Ursachen für das Zustandekommen der Bimodalität.

Mögliche Ursache	die dadurch erklärbaren Verteilungen	die dadurch *nicht* erklärbaren Verteilungen
A. *Von den Bären unabhängige Ursachen*		
1. Höhere Begehungsfrequenz des Gebietes während der Jagdzeit durch Jäger . . .	Abb. 1 Abb. 2 *a*	Abb. 2 *b*
2. Allgemein geringere Begehungsfrequenz im Juni und Juli	Abb. 1 Abb. 2 *a* Abb. 3 Abb. 5	Abb. 4 z.T. Abb. 2 *b*, weil rel. viele Beobachtungen von Wildhütern und Waldarbeitern, die die Gebiete rel. regelmässig begehen.
3. Geringere Sichtdistanzen im Sommer als im Mai und Herbst (dichtere Vegetation)	Abb. 3 *a*	Abb. 3 *b* Abb. 3 *c* Zudem: Veg. im Sept. gleich dicht oder dichter als im Juni.
4. Im Mai und Herbst wegen grösserer Bodenfeuchte und Schnee vergrösserte Wahrscheinlichkeit, Fussabdrücke zu hinterlassen	Abb. 3 *c*	Abb. 3 *a* Abb. 3 *b*
5. Psychologische Bevorzugung des Monats Mai vor Juni und Juli (Monate aus der Erinnerung angegeben!)	Abb. 1 Abb. 2 Abb. 3	Abb. 4 Beobachtungen aufgeschrieben!
B. *Vom Bären abhängige Ursachen*		
1. Nächtlichere Lebenweise im Juni und Juli	Abb. 3 *a*	Abb. 3 *b* Abb. 3 *c*
2. Höhere Defäkationsrate im Mai nach Verlassen des Winterlagers	Abb. 3 *b*	Abb. 3 *a* Abb. 3 *c*
3. Fortpflanzungszyklus für Schwankungen allein verantwortlich	Abb. 1 Abb. 2 Abb. 3 Abb. 4	Abb. 5

werden muss, zeigt, vergrössert sich dabei die Erwartungszahl der Sichtbeobachtungen sogar unter der Annahme einer absoluten Homogenität des betrachteter Gebietes:

$$E_{(F,t)} = F\, t\, D_{Beob.}\, D_{Bär}\, 2\, d\, (V_{Beob.} + V_{Bär})$$

$E_{(F,t)}$ = erwartete Anzahl Sichtbeobachtungen im Gebiet F im Zeitabschnitt t. (F in km² und t in Monaten z.B.)

$D_{Beob.}$ = durchschnittliche Beobachter-Dichte in F und t. (pro km²)

$D_{Bär}$ = durchschnittliche Bären-Dichte in F und t. (pro km²)

d = mittlere Beobachtungsdistanz (in km gemessen)
$V_{Beob.}$ = durchschnittliche Wander-Aktivität der Beobachter (Geschwindigkeit, in km/Monat)
$V_{Bär}$ = durchschnittliche Wander-Aktivität der Bären (km/Monat)

In dieser Gleichung sind die Tendenz des Bären, dem Menschen auszuweichen und die Differenz der Hauptaktivititätszeiten von Mensch und Bär (Bär v.a. Nachttier) nicht berücksichtigt bezw. bei relativer Betrachtung als konstant vorausgesetzt. Die natürliche Inhomogenität des Gebietes bewirkt eine zusätzliche Verstärkung der Zunahme der Erwartungszahl bei grösseren Ortsverschiebungen, ist doch dabei der Bär gezwungen, die von ihm bevorzugten, vom Menschen aber relativ gemiedenen, inselartigen Teilgebiete (z.B. steile, nicht erschlossene Seitentälchen) zu verlassen und sich somit erhöhter Beobachtungswahrscheinlichkeit auszusetzen.

Unsere Schlussfolgerung, dass die beobachtete Bimodalität der Beobachtungshäufigkeiten auf einer entsprechend jahreszeitlich unterschiedlichen Mobilität des Bären beruht, bedarf der Bestätigung durch direktere Methoden.

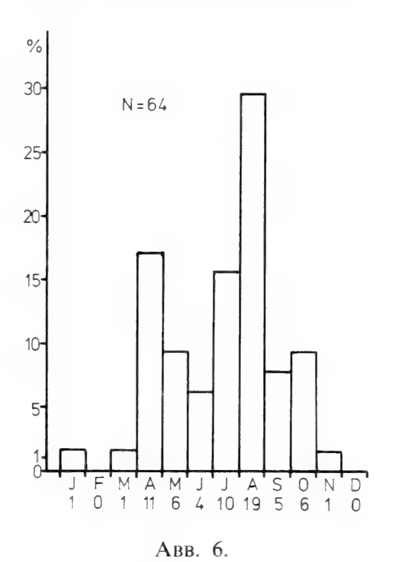


ABB. 6.

Daten von ELGMORK (1962). zum Vergleich auf gleiche Weise umgezeichnet wie die übrigen Abbildungen. Weil die genauen Zahlen aus einer graphischen Darstellung herausgelesen werden mussten, könnte sich vielleicht ein Fehler um etwa eine Beobachtung eingeschlichen haben.

ELGMORK (1962) sammelte in Südnorwegen ähnlich wie wir 64 Zweithandbeobachtungen (Hauptgebiet etwa 500—800 m ü.M.). Seine Verteilungskurve (Abb. 6) zeigt eine auffällige Ähnlichkeit mit unseren Kurven. Interessant ist, dass aber die beiden Höhepunkte um 1 (Frühjahr) bzw. 2 (Herbst) Monate vorverlegt sind und somit nur 3 (statt 4) Monate dazwischen liegen. ELGMORK vermutet, dass der Höhepunkt im August künstlich durch erhöhte Begehungsfrequenz durch den Menschen während der Beerenzeit entstanden ist. Der April-Höhepunkt wird (in der englischen Zusammenfassung) nicht kommentiert.

Während bei älteren Autoren die Angaben über die Fortpflanzungszeit zwischen März und Oktober schwanken (zitiert in COUTURIER 1954, p. 457*f*) und diese nach Beobachtungen von MEYER-HOLZAPFEL (1957) und DITTRICH und KRONBERGER (1963) in Gefangenschaft von April bis mitte Juli dauert, liegen unseres Wissens nur bei CRAIGHEAD et al. (1969) umfangreichere, quantifizierbare Freilandbeobachtungen zu dieser Frage vor. Diese Autoren beobachteten bei

11 Grizzly-Bärinnen im Yellowstone Park in 6 Jahren 49 Kopulationen, die alle zwischen dem 28. Mai und 9. Juli lagen. Vor- und Nachbrunftverhalten wurde frühestens am 14. Mai bzw. spätestens am 15. Juli beobachtet. Diese Zeitspanne stimmt sehr gut mit unserem relativen Minimum an Beobachtungen im Juni und Juli überein. Unsere Daten stützen somit die Angaben von COUTURIER (1954, p. 515 *ff*), der schreibt, dass der Bär im Frühjahr, zu vegetarischem Leben und daher grösserer Mobilität gezwungen, relativ häufig, in der Brunftzeit, die er für die Pyrenäen auf mitte Juni bis Juli ansetzt, dagegen selten beobachtet werde.

Nach Abbildung 5 scheinen auch führende Bärinnen, die nicht an der Fortpflanzung teilnehmen, das gleiche Verteilungsmuster der Beobachtungshäufigkeiten aufzuweisen, was andeutet, dass nicht der Fortpflanzungszyklus allein sondern noch (oder nur) andere Jahresrhythmen für die starken Schwankungen der mutmasslichen Wanderaktivität verantwortlich sind. CRAIGHEAD und CRAIGHEAD (1969) stellten beim Grizzly z.T. verschiedene Sommer- und Herbst-Heimgebiete fest und beobachteten, dass sich das Winterlager an der Peripherie (2 Fälle) bezw. ausserhalb des Heimgebietes (4 Fälle) befindet, was auf eine Frühjahrs- und Sommer-Herbst-Wanderung hindeutet.

ZUSAMMENFASSUNG

836 mit Befragungen und Auskünften von 226 Personen gewonnenen Bärenbeobachtungen (inkl. Spur- und Kotfunde etc.) werden nach Monaten geordnet. Die resultierende Häufigkeitsverteilung zeigt — auch in den Aufgliederungen nach verschiedenen Beobachtungsarten — eine Bimodalität mit einem ersten, einmonatigen Gipfel im Mai und dem zweiten, breiteren Höhepunkt meist im Oktober (selten September oder August). Verschiedene Überlegungen führen dazu, eine im Mai und Oktober Maxima erreichende Wander-Aktivität der Bären als Hauptgrund dieser Verteilungsart anzusehen. Nach dem Kriterium „Winterruhe = Wintermonate mit zusammen höchstens 5% der Beobachtungen" fällt diese im Trentino auf den Zeitabschnitt von Dezember bis März.

SUMMARY

Seasonal Frequency-Distribution of Observations of Wild Brown Bear in the Trentino, Italy

In a study of the biology of the last small population of brown bear of the Alps (in northern Italy), we interviewed 196 local residents and secured observations from another 30 people. The 836 observations analyzed (from the years 1913 — 1970) show an unexpected bimodial frequency distribution with a marked peak in May and a second, wider peak in October (fig. 1). The influence of the

hunting season (fig. 2 *a* = hunters' observations, *b* = observations of non-hunters) and the kind of observation (fig. 3 *a* = sightings, *b* = droppings, *c* = tracks, *d* = damages to farmers, mostly sheep) are discussed, but with one exception (fig. 3 *d*) the general pattern remains the same. We believe that the best hypothesis to explain all our frequency distributions is a fluctuation of movement-activity with a high in May and autumn. The following equation is given:

$$E_{(F,\,t)} = F\,t\,D_{Beob.}\,D_{Bär}\,2\,d\,(V_{Beob.} + V_{Bär})$$

where $E_{(F,\,t)}$ = expected number of bear sightings on the area F considered in the time interval t, $D_{Beob.}$ = density of observers, $D_{Bär}$ = density of bears, d = mean observation distance, $V_{Beob.}$ = average movement activity of observers ("speed", e.g. km per month), $V_{Bär}$ = the same for the bears. In this equation spacial heterogeneties, effects of bear and man not having the same activity periods (bears are mostly active at night) and the tendency of bears to hide from men are not considered or assumed to be constant respectively.

The sightings of more than one bear in a group, thought to be mostly sows with cubs not participating in reproduction for that year, show the same pattern as the other distributions (fig. 5). This seems to suggest that breeding is not the only factor causing these fluctuations in movement activity.

Based on the arbitrary assumption that the winter denning period occurs in those winter months in which 5 % or less of the observations are made, we postulate that the bears den from December to March (inclusive) in the Trentino.

Résumé

836 observations d'ours (y compris les empreintes et les déjections), émanant des renseignements de 226 personnes sont classées chronologiquement par mois. La répartition des fréquences qui en résulte — également en ce qui concerne les types d'observations consignées — montre une bimodalité avec un premier maximum mensuel en mai et un second sommet, plus étalé, en octobre (rarement en septembre et en août).

Plusieurs suppositions amènent les auteurs à considérer une phase d'activité maximale des ours en mai et en octobre. Avec tout au plus 5% des observations, on peut déduire que l'état de « torpeur hivernale » tombe sur la période de décembre à mars.

LITERATUR

Barigozzi, C. 1963. *Tentativo di Stima Numerica degli Orsi Bruni del Trentino.* Istituto Lombardo (Mailand), (Rendiconti Classe di Scienze) (B) 97: 19-32.

Couturier, M. A. J. 1954. *L'Ours Brun.* Selbstverlag, Grenoble, 904 p.

CRAIGHEAD, F. C. and J. J. CRAIGHEAD. 1969. *Radiotracking of Grizzly Bears in Yellowstone National Park, Wyoming 1964.* National Geographic Society Research Reports, 1964 Projects: 34-43.

CRAIGHEAD, J. J., M. G. HORNOCKER and F. C. CRAIGHEAD, Jr. 1969. *Reproductive Biology of Young Female Grizzly Bears.* J. Reprod. Fert., Suppl. 6: 447-475.

DITTRICH, L. und H. KRONBERGER. 1969. *Biologisch-anatomische Untersuchungen über die Fortpflanzungsbiologie des Braunbären (Ursus arctos L.) und anderer Ursiden in Gefangenschaft.* Z. Säugetierk. 28: 129-155.

DOCUMENTA GEIGY, 1968 (Neudruck 1969). *Wissenschaftliche Tabellen.* Basel. 798 p.

ELGMORK, K. 1962. *The brown bear in the Vassfaret area 1954-58* (in norwegisch, englische, vervielfältigte Zusammenfassung vom Autor erhältlich, Universität Oslo). Naturen 1: 36-54.

GALLARATI SCOTTI, G. G. 1958. *L'Orso bruno di Linneo in Italia.* La Ruota (Mailand) 3: ? (umpaginierte Separata von Autor erhältlich, Via Manzoni 42, Mailand).

MEYER-HOLZAPFEL, Monika. 1957. *Das Verhalten der Bären (Ursidae).* Kükenthals Handbuch der Zoologie, 10 (17): 1-28.

N° 53. **G. Salvatorelli** et **A. M. Gulinati.** — Observations sur l'hématopoïèse chez les Téleostéens. (Avec 1 tableau)

Institut d'Anatomie comparée de l'Université de Ferrare

Bien que l'étude des organes hématopoïétiques des poissons ait commencé dès la fin du siècle dernier, nos connaissances sur ce phénomène chez les Téléostéens sont aujourd'hui encore incomplètes; presque tous les travaux ont été réalisés à l'aide de coupes histologiques (LAGUESSE, 1890; POLICARD, 1906; DRZEWINA, 1912; JOLLY, 1923; STOLZ, 1928; COCQUIO, 1929; MARCUZZI, 1946) sur lesquelles il est très difficile ou même impossible, de les differencier, surtout quand il s'agit d'éléments jeunes.

La technique des empreintes d'organes hématopoïétiques suivie de la coloration de May-Grünwald Giemsa doit être considérée comme une technique de choix pour cette étude.

L'analyse des éléments sanguins chez les Poissons est compliquée par leur extrême polymorphisme, dans chaque espèce.

Il nous a donc paru d'un certain intérêt d'entreprendre une étude systématique des organes hématopoïétiques chez les Téléostéens en utilisant soit des coupes soit des empreintes, et nous nous proposons ici d'en résumer les premiers résultats.

Matériel et Méthodes

Nous avons étudié les espèces suivantes: *Labrax*, *Carassius*, *Ictalurus*, *Gasterosteus*, *Tinca*, *Lepomis*, *Anguilla* et *Mugil*. Dans chaque espèce le nombre d'animaux examinés variait entre 10 et 50.

Les différents organes ont été analysés soit sur coupes de 5-10 microns colorées par la technique de Giemsa ou par l'hémalun-éosine, et les cellules sanguines sur empreintes colorées par la technique de May-Grünwald Giemsa selon Pappenheim.

Résultats et Conclusions

Les seuls organes qui montrent une activité hématopoïétique dans les espèces examinées sont la rate et les reins.

L'examen, soit sur coupe, soit sur empreinte, des différents autres organes (cœur, tube digestif, foie, pancréas, gonade) ne permet d'y déceler aucun foyer d'hématopoïèse.

En ce qui concerne la distribution des cellules hématopoïétiques dans le rein, tout le tiers antérieur de cet organe est constitué d'un amas de tissu lymphoïde. Dans le rein moyen et postérieur les cellules hématopoïétiques, en quantité très variable selon les exemplaires examinés, sont limitées aux espaces intertubulaires et subcapsulaires et entourent l'endothélium des vaisseaux.

La morphologie de la rate ne présente pas, chez les espèces que nous avons examinées, de variations considérables par rapport à ce qui a déjà été décrit par d'autres auteurs (Jolly, 1923; Cocquio, 1929): le tissu lymphoïde est en effet disposé soit autour des veines soit autour des artères et l'on n'observe jamais des centres germinatifs; par conséquent les amas plus denses que l'on trouve dans le tissu splénique ne peuvent être considérés comme des corpuscules de Malpighi.

Si l'on considère la composition cellulaire des empreintes du rein (v. Tab. 1), on trouve dans tous les cas examinés des éléments de la série granulocytaire à différents stades de leur maturation, depuis le myéloblaste jusqu'au granulocyte mûr.

Dans un certain nombre de cas, entre 20 et 75% selon l'espèce examinée, on peut observer aussi un nombre considérable de lymphoblastes et de lymphocytes. Les érythroblastes ne sont présents que dans un nombre de cas beaucoup plus réduit (entre 12 et 30%).

Si dans les empreintes de rein la présence de myéloblastes et de myélocytes est un phénomène constant, en revanche dans les empreintes de rate on observe toujours un nombre assez élevé de lymphoblastes et de lymphocytes. Par ailleurs,

TABLEAU 1

Pourcentage de différentes activités hématopoïétiques présentes dans le rein et la rate chez les espèces étudiées.

	Erythropoïèse %	Lymphopoïèse %	Granulocytopoïèse %
Labrax sp.			
Rein	12	50	100
Rate	25	100	75
Carassius sp.			
Rein	12	50	100
Rate	25	100	50
Ictalurus sp.			
Rein	25	75	100
Rate	25	100	75
Gasterosteus sp.			
Rein	25	25	100
Rate	25	100	25
Tinca sp.			
Rein	—	80	100
Rate	—	100	80
Lepomis sp.			
Rein	33	20	100
Rate	30	100	30
Anguilla			
Rein	18	3	100
Rate	12	100	6
Mugil sp.			
Rein	12	46	100
Rate	10	100	73

comme dans le rein la présence d'érythroblastes est un phénomène peu commun (entre 12 et 30% des cas examinés).

D'après ces résultats on peut conclure que, au moins dans les espèces considérées, les seuls organes hématopoïétiques sont le rein, essentiellement dans sa partie antérieure, et la rate. Le rein est surtout un organe granulocytopoïétique, et la rate un organe lymphopoïétique. Dans la plupart des cas, cependant, on observe la coexistence, dans ces deux organes, des activités granulo et lympho-poïétiques. On pourrait donc parler de tissus lymphomyéloïde rénal et splénique.

L'érythropoïèse qui se fait autant dans la rate que dans le rein, n'est pas un phénomène continu mais est liée à des cycles physiologiques dont la nature nous échappe pour le moment. Il peut s'agir soit des variations saisonnières qui i-

luencent, comme nous l'avons démontré chez les amphibiens (SALVATORELLI, 963, 1965), l'activité érythropoïétique des animaux à sang froid, soit de l'état le maturation des gonades qui peuvent jouer un rôle très important dans le enouvellement des globules rouges des poissons.

BIBLIOGRAPHIE

COCQUIO, G. 1929. *Il sangue, gli organi ematopoietici ed il tessuto reticolo endoteliale nella Anguilla.* Riv. Biol. 11: 7-32.

DRZEWINA, A. 1912. *Contribution à l'étude des leucocytes granuleux dans le sang des Poissons.* Arch. Anat. Micr. 13: 319-408.

JOLLY, J. 1923. *Traité technique d'hématologie.* Paris, Maloine.

LAGUESSE, E. 1890. *Recherches sur le développement de la rate chez les Poissons.* Journ. Anat. Physiol. 26: 345-353.

MARCUZZI, G. 1946. *Sulla presenza di attività emopoietica nella gonade dei Teleostei.* Boll. Soc. It. Biol. Sper., 22: 1-3.

POLICARD, G. 1923. C.R. Soc. Biol. (1902) (cité par JOLLY in *Traité technique d'hématologie*, Paris, Maloine).

SALVATORELLI, G. 1963. *Osservazioni sopra l'ematopoiesi nel Bufo vulgaris.* Rend. Accad. Sci. Bologna, serie 10, 10: 1-10.

— 1965. *Osservazioni sopra l'ematopoiesi nel Bufo vulgaris.* Rend. Accad. Sci. Bologna, serie 12, 1: 212-226.

STOLZ, R. 1928. *Ematopoiesi normale e sperimentale nei pesci Teleostei.* Haematologica, 9: 43-75.

N° 54. **A. Spiro-Kern** und **P. S. Chen.** — Über die Proteasen der Stechmücke *Culex pipiens* [1]. (Mit 3 Textabbildungen)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich.

Bei Insekten wurden Verdauungsenzyme mit proteolytischer Aktivität sowohl im alkalischen (pH 8) als auch im sauren (pH 3) Bereich festgestellt (für Literaturangaben siehe WALDNER-STIEFELMEIER 1967 und CHEN 1971). Möglicherweise werden bei verschiedenen Insektenarten je nach der Ernährungsbedingung Proteasen mit unterschiedlichen pH-Optima gebildet.

Genauere Untersuchungen über die Proteasen bei der Stechmücke *Culex pipiens* fehlen. Im Rahmen unserer früheren Arbeiten über die der Autogenie bzw.

[1] Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützung durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und die Karl Hescheler-Stiftung.

Anautogenie zugrundeliegende Stoffwechselphysiologie berichtete BRIEGEL (1969 dass beim *C. p. fatigans*-Weibchen die Hälfte des Mitteldarminhalts nach eine Blutmahlzeit bereits innerhalb des ersten Tages abgebaut wird. Dies deutet a eine Stimulation der Proteasenaktivität durch die Blutaufnahme hin. Ähnlich Ergebnisse erhielten FISK und SHAMBAUGH (1952) sowie SHAMBAUGH (1954) b *Aedes aegypti*. Welche Proteinasen für die Verdauung der Bluteiweisse veran wortlich sind, wurde jedoch nicht näher analysiert.

Von Interesse ist ferner die Veränderung des Enzymmusters im Laufe de Ontogenese. Bei *Drosophila melanogaster* stellt WALDNER-STIEFELMEIER (1967) fes dass die Protease, die ein pH-Optimum von 8,3 aufweist, in ihrer Aktivitä während des Larvalwachstums rasch zunimmt. Diese fällt kurz vor der Verpup pung ab und bleibt auf einem sehr niedrigen Niveau während der Puppenent wicklung. Es stellt sich nun die Frage, ob ein ähnliches Verhalten bei *Culex pipien* vorkommt.

Im folgenden beschränken wir uns nur auf das wesentliche Ergebnis; Ein zelheiten der vorliegenden Untersuchung sollen in einer späteren Veröffentlichun berichtet werden.

MATERIAL UND METHODE

Als Untersuchungsmaterial dienten Tiere des autogenen Stammes *Cule pipiens pipiens* und des anautogenen Stammes *C. p. fatigans*. Beide Stämme werde seit 1956 in unserem Institut durch Bruder-Schwester-Kreuzungen gehalten. Di Larven wurden in Gläsern mit Wasser und durch tägliche Fütterung mit pul verisiertem Hundekuchen bei 25° C aufgezogen. Die adulten Mücken wurden mi Zuckerwasser gefüttert. Die anautogenen Weibchen benötigen eine Blutmahlzei für die Eiablage, wofür wir ein Huhn jeweils für ca. 2 Stunden im Zuchtkäfi exponieren. Genauere Angaben über die Zuchtbedingungen befinden sich i CHEN (1958) und CHEN und BRIEGEL (1965).

Für die Enzymanalyse wurden Mitteldärme aus frischen Larven und Imagine in gekühlter Ringerlösung herausseziert, homogenisiert und zentrifugiert. Homo genate aus ganzen Larven, Puppen und Adulten verschiedenen Alters dienten al Enzymproben für die Untersuchung des ontogenetischen Musters. Zur Bestim mung der gesamten proteolytischen Aktivität wurde Azocasein als Substrat nac der Methode von CHARNEY und TOMARELLI (1947) gebraucht. Zur Identifizierun der einzelnen Enzymkomponenten verwendeten wir die folgenden synthetische Substrate: p-Toluensulfonyl-L-argininmethylester. HCl für Trypsin (SIEGELMAN et al. 1962), Tyrosinaethylester. HCl für Chymotrypsin (SCHWERT und TAKENAKA 1955), L-Leucyl-β-napthylamin.HCl für Leucinaminopeptidase (BERNT und BERG-MEYER 1962), Carbobenzoxyglycyl-L-phenylalanin für Carboxypeptidase A (DE VILLEZ 1965) und Hippuryl-L-arginin für Carboxypeptidase B (FOLK et al. 1960)

Für die elektrophoretische Auftrennung der Enzymproteine im Darmhomogenat benützten wir ein 15% iges Polyacrylamidgel nach dem Verfahren von REISFELD et al. (1962).

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

1. *Veränderungen der Enzymaktivität während der Entwicklung*

In Übereinstimmung mit dem Befund von WALDNER-STIEFELMEIER (1967) bei *Drosophila* fanden wir Trypsin, Leucinaminopeptidase und Carboxypeptidase A in allen Stadien der Stechmücken, während Carboxypeptidase B fehlt. Allerdings deutet unsere elektrophoretische Beobachtung darauf hin, dass das Chymotrypsin möglicherweise vorhanden ist (siehe unten). Tatsächlich erwies unser neuerer Versuch mittels N-Glutaryl-L-phenylalanin-p-nitroanilid nach ERLANGER et al. (1966), dass zumindest die Mückenlarven chymotryptische Aktivität besitzen. Ein Vergleich der Enzymaktivität zwischen Mitteldarm und Ganztier ergab, dass der Anteil im Darm ca. 95% für Trypsin, 78% für Leucinaminopeptidase und 62% für Carboxypeptidase A beträgt.

Wie aus Abbildung 1 ersichtlich ist, deckt sich der Aktivitätsverlauf der drei Enzyme während der Ontogenese weitgehend mit denjenigen der Gesamtproteasen. Die anfängliche Zunahme der proteolytischen Tätigkeit ist wohl der intensiven Nahrungsaufnahme in den ersten 10 Larventagen zuzuschreiben. Vor der Verpuppung fressen die Larven merklich weniger. Dies mag zum Teil für den Abfall der Enzymaktivität verantwortlich sein. Zudem fand CHEN (1958), dass bei *Culex pipiens* das larvale Wachstum vor der Verpuppung besonders intensiv ist. Da in der vorliegenden Darstellung der Proteingehalt der Enzymprobe als Bezugsgrösse gewählt wurde, ist ein Teil dieses Absinkens sicher durch eine Verdünnung mit unspezifischen Eiweissen bedingt.

Die proteolytische Aktivität in den Puppen ist im Vergleich zu derjenigen in den Larven recht gering (siehe Abb. 1). Allerdings sind unsere Messwerte nicht so niedrig wie sie WALDNER-STIEFELMEIER (1967) bei *Drosophila* fand. Sie liegen sogar höher als bei zuckergefütterten Imagines, scheinen aber am allgemeinen Umbau während der Metamorphose nicht beteiligt zu sein. Nach SNODGRASS (1959) ist der Abbau der larvalen Strukturen bei *Culex* viel geringer als bei anderen höheren Dipteren. Wird eine Puppe von *Drosophila* geöffnet, so findet sich im Innern infolge eines intensiven Abbaus der larvalen Gewebe eine weiche, crèmeartige Masse. Das Innere einer Stechmückenpuppe hingegen ist so sauber wie dasjenige der Larve oder Imago, und die Organe scheinen intakt zu sein. Die Umwälzungen der Metamorphose betreffen vor allem den Verdauungskanal, dessen Epithelzellen zudem ins Darmlumen und nicht in die Körperhöhle abgegeben werden. Eine ausgeprägte allgemeine Histolyse wäre bei einer Stechmücken-

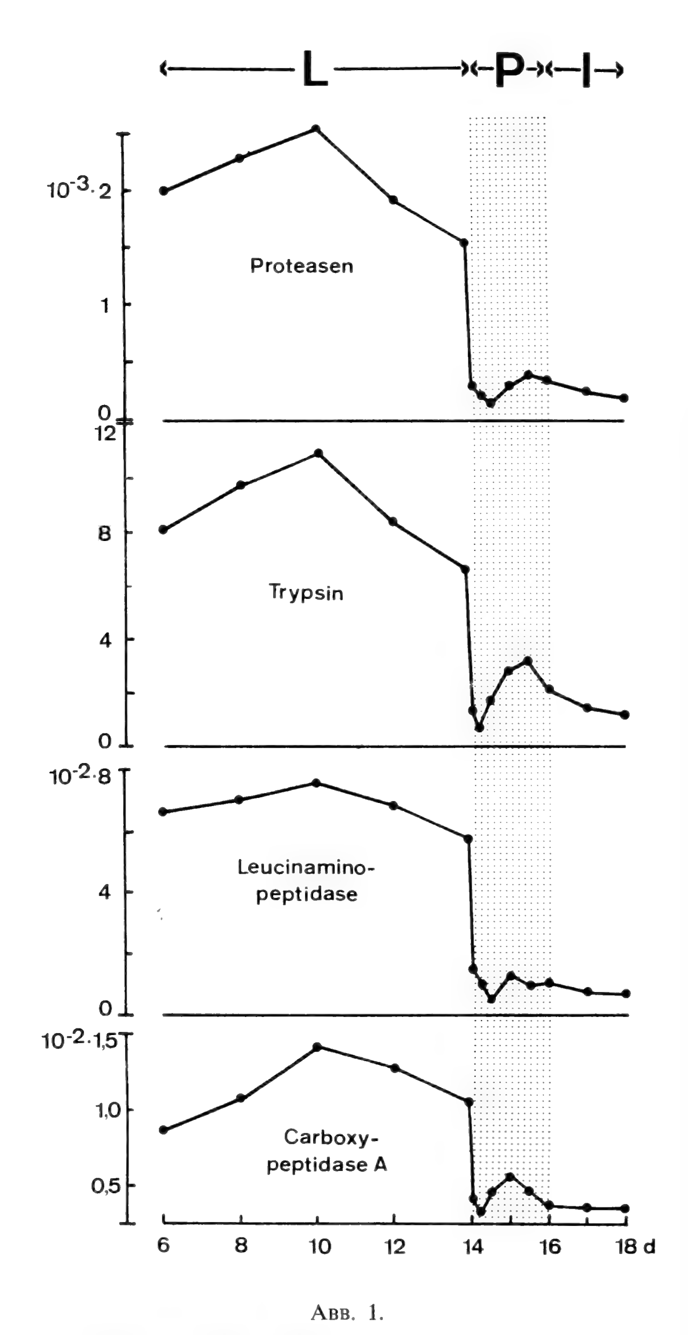


Abb. 1.

Proteolytische Aktivitäten während der Entwicklung von *C. p. pipiens.*
Ordinate: Enzymaktivität C (μ Mol/min/mg Protein).
Abszisse: Alter in Tagen (d) nach dem Schlüpfen aus den Eiern.

puppe auch undenkbar, da dieses Stadium, nicht wie sonst bei Insekten üblich, ein „Ruhestadium“ darstellt, sondern ein recht aktives Leben erlaubt.

2. *Einfluss der Blutaufnahme*

Nach unserer Feststellung liegen die Aktivitätswerte bei zuckergefütterten Imagines ausserordentlich tief (Abb. 2). Erhalten die Tiere aber eine Blutmahlzeit,

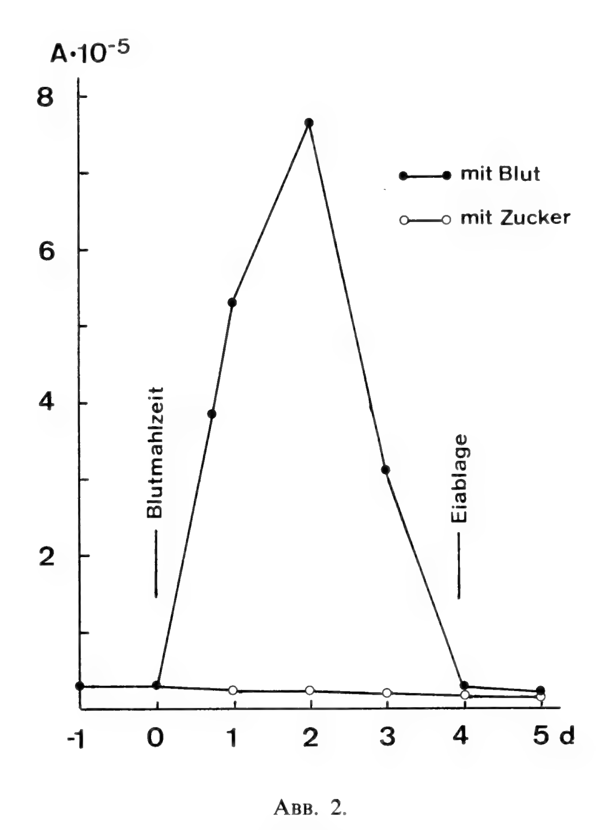


Abb. 2.

Wirkung der Blutmahlzeiten auf zuckergefütterte Weibchen von *C. p. fatigans*.
Ordinate: Enzymaktivität im Mitteldarm in μMol/min/μg Protein.
Abszisse: Tage nach der Blutaufnahme.

so beginnt die proteolytische Tätigkeit schon nach einer Stunde zu steigen und erreicht nach 48 Stunden ihr Maximum, nämlich das 30 fache des Wertes vor der Blutaufnahme. Den grössten Anstieg zeigt das Trypsin. Die Aktivität sinkt dann sehr rasch wieder ab, und gelangt am 4. Tag schon zum Ausgangswert. Die gleiche Beobachtung machten Thomsen und Møller (1962) bei *Calliphora* und Hosbach et al. (1972) bei *Drosophila*, wenn sie die Imagines mit Fleisch und Zuckerwasser bzw. die Larven mit Casein und Zucker fütterten. Alle diese Befunde zeigen

deutlich, dass nicht Futteraufnahme allgemein die Ausschüttung der Protease stimuliert, sondern dass im besonderen eiweisshaltiges Futter dazu benötigt wir (siehe Diskussion in CHEN 1971, S. 36—37).

3. *Elektrophoretische Auftrennung des Larventrypsins*

Die elektrophoretische Auftrennung des Darmhomogenats der Mückenlarve im 7,5% igen Polyacrylamidgel ergab mindestens 13 Proteinbanden, die jedoc

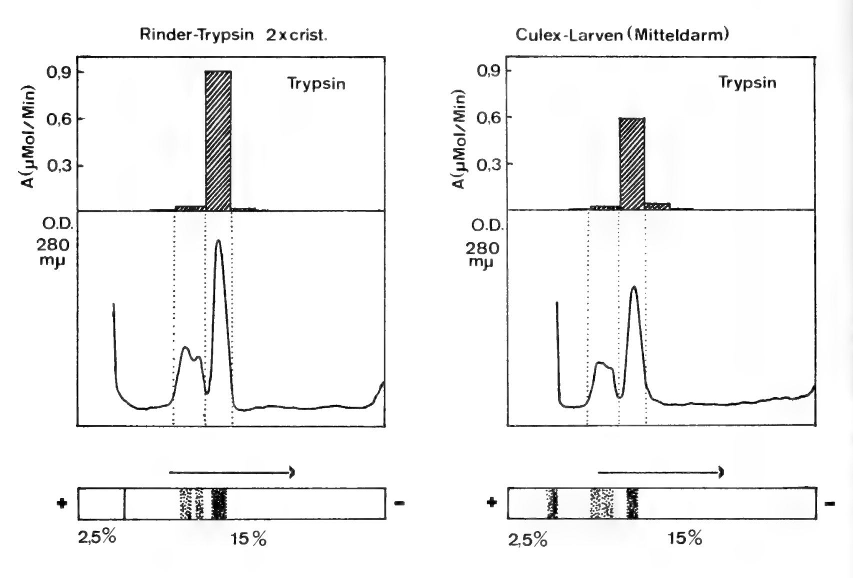


ABB. 3.

Polyacrylamid-Elektrophorese von Rindertrypsin und Darmhomogenat von 8 tägigen *C. p pipiens*-Larven. Unten: Schematische Darstellung der Banden nach Färbung des Gelstreifen mit Amidoschwarz. Mitte: Densitometrische Messung des ungefärbten Gelstreifens. Oben Trypsinaktivität in den entsprechenden Gelsegmenten.

keine Trypsinaktivität aufwiesen. Wurde ein 15%iges Gel nach dem Verfahrer von REISFELD et al. (1962) verwendet, so liessen sich nur 2 Banden nachweisen die beim pH 4,5 zur Kathode wanderten. Dies beruht darauf, dass Eiweisse, derer Molekulargewicht über 30.000 liegt, nicht mehr in das Gel eindringen können Wie Abbildung 3 zeigt, konnten bei densitometrischer Aufzeichnung der ungefärbten Gele bei 280 nm 2 deutliche Absorptionsmaxima festgestellt werden, die sich mit den amidoschwarzgefärbten Banden deckten. Unser Versuch mit reinem Rindertrypsin ergab ebenfalls 2 Banden, die sich jedoch etwas schneller zur Kathode bewegten als diejenigen der Culexlarven, was auf die unterschiedliche Proteinstruktur hindeutet.

Die Extraktion der Proteinkomponenten aus diesen Gelregionen und die anschliessende Enzymanalyse bewiesen, dass nur die stärkere, weiter gewanderte

Bande tryptische Aktivität besitzt. Die schwächere Doppelbande erwies sich hingegen als negativ. Da ihre elektrophoretische Beweglichkeit derjenigen des Chymotrypsins entspricht, sind wir daran, sie auf eine allfällige Chymotrypsinaktivität zu prüfen.

Zusammenfassung

1. Mittels synthetischer Substrate konnte das Vorkommen von Trypsin, Leucinaminopeptidase und Carboxypeptidase A im Mitteldarm und in Homogenaten aus ganzen Larven, Puppen und Imagines der Stechmücken *Culex pipiens pipiens* und *C. p. fatigans* eindeutig nachgewiesen werden. Chymotrypsin wurde jedoch nur bei den Larven festgestellt.

2. Während der Ontogenese zeigen die ersten drei Enzyme einen ähnlichen Aktivitätsverlauf: die Aktivität nimmt zu Beginn der Larvenentwicklung stark zu, sinkt kurz vor der Verpuppung rasch ab, und bleibt auf einem sehr niedrigen Nieveau während der ganzen Puppenentwicklung.

3. Nach einer Blutmahlzeit beginnt die proteolytische Aktivität der Adultmücken bereits innerhalb einer Stunde zu steigen. Sie erreicht nach 48 Stunden einen 30 fachen Wert der zuckergefütterten Imagines, nimmt rasch wieder ab, und gelangt am 4. Tage zum Ausgangswert.

4. Die elektrophoretische Auftrennung der Darmhomogenate aus Mückenlarven im 15%igen Polyacrylamidgel ergab 2 Proteinbanden, bei denen nur die stärkere, sich schneller zur Kathode bewegende Bande tryptische Aktivität aufwies.

Summary

1. By means of synthetic substrates the occurrence of trypsin, leucineaminopeptidase and carboxypeptidase A in the midgut and the homogenates of whole larvae, pupae, and adults of the mosquitoes *Culex pipiens pipiens* and *C. p. fatigans* has been identified. Chymotrypsin was found, however, only in the larvae.

2. During ontogenesis the first 3 enzymes show a similar pattern of changes in their activity: it rises rapidly in the early larval life, falls off shortly prior to pupation and remains at a very low level during the whole pupal development.

3. After the uptake of a blood meal the proteolytic activity in the adult mosquitoes begins to increase already within one hour. It reaches after 48 hours

a maximum which amounts to 30 times the value of the sugar-fed individual and drops again to the level before blood ingestion on the fourth day.

4. Electrophoretic separation of the homogenate from larval midgut in 15% poly acrylamide gel gave 2 protein bands, of which only the stronger, faster cathodal band showed tryptic activity.

Résumé

1. Au moyen de substrats synthétiques, la présence de trypsine, de leucineamino-peptidase et de carboxypeptidase A dans l'intestin moyen et dans les homogénats de larves entières, de nymphes et d'imagos des moustiques *Culex pipiens pipiens* et *C. p. fatigans* a été clairement démontrée. La chymotripsine n'a toutefois été trouvée que dans les larves.

2. Durant l'ontogenèse, les 3 premiers enzymes ont un mode d'activité similaire: elle augmente fortement au début de la vie larvaire, s'abaisse peu avant la nymphose et reste stationnaire à un niveau très bas durant tout le développement de la nymphe.

3. Après l'absorption de sang, l'activité protéolytique commence à augmenter dans l'heure qui suit chez les moustiques adultes. Après 48 heures, elle atteint un maximum équivalent 30 fois celle des imagos nourris avec du sucre et diminue rapidement pour retrouver son état primaire au cours du quatrième jour.

4. La séparation électrophorétique des homogénats intestinaux de larves dans du gel de polyacrylamide a donné 2 bandes de protéines, dont seule la bande plus forte se déplaçant plus rapidement vers la cathode, montrait une activité tryptique.

LITERATUR

Bernt, E. und H. U. Bergmeyer. 1962. *Colorimetrische Bestimmung der Leucinaminopeptidase im Serum.* In „Methoden der enzymatischen Analyse" (H. U. Bergmeyer), S. 833-835. Verlag Chemie, GmbH, Weinheim.

Briegel, H. 1969. *Untersuchungen zum Aminosäuren- und Proteinstoffwechsel während der autogenen und anautogenen Eireifung von Culex pipiens.* J. Insect Physiol. 15: 1137-1166.

Charney, J. and R. M. Tomarelli. 1947. *A colorimetric method for the determination of the proteolytic activity of duodenal juice.* J. biol. Chem. 171: 501-505.

Chen, P. S. 1958. *Studies on the protein metabolism of Culex pipiens L. I. Metabolic changes of free amino acids during larval and pupal development.* J. Insect Physiol. 2: 38-51.

CHEN, P. S. 1971. *Biochemical Aspects of Insect Development*. Karger, Basel.
— and H. BRIEGEL. 1965. *Studies on the protein metabolism of Culex pipiens L. V. Changes in free amino acids and peptides during embryonic development*. Comp. Biochem. Physiol. 14: 463-473.
ERLANGER, B. F., F. EDEL and A. G. COOPER. 1966. *The action of chymotrypsin on two new chromogenic substrates*. Arch. Biochem. Biophys. 115: 206-210.
FISK, F. W. and G. F. SHAMBAUGH. 1952. *Protease activity in adult Aedes aegypti mosquitoes as related to feeding*. Ohio J. Sci. 52: 80-88.
FOLK, J. E., K. A. PIEZ, W. R. CARROLL and J. A. GLADNER. 1960. *Carboxypeptidase B. IV. Purification and characterization of the porcine enzyme*. J. biol. Chem. 235: 2272-2279.
HOSBACH, H. A., A. H. EGG und E. KUBLI. 1972. *Einfluss der Futterzusammensetzung auf Verdauungsenzym-Aktivitäten bei Drosophila-Larven*. Rev. suisse Zool. (im Druck).
REISFELD, R. A., U. J. LEWIS and D. E. WILLIAMS. 1962. *Disk elektrophoresis of basic proteins and peptides on polyacrylamide gels*. Nature 195: 281-283.
SCHWERT, G. and Y. TAKENAKA. 1955. *A spectrometric determination of trypsin and chymotrypsin*. Biochim. biophys. Acta 16: 570-575.
SHAMBAUGH, G. F. 1954. *Protease stimulation by food in adult Aedes aegypti L*. Ohio J. Sci. 54: 151-160.
SIEGELMANN, A. M., A. S. CARLSON and T. ROBERTSON. 1962. *Investigation of serum trypsin and related substances*. Arch. Biochem. Biophys. 97: 159-163.
SNODGRASS, R. E. 1959. *The anatomical life of the mosquito*. Smithsonian Misc. Collect. Vol. 139, No. 8.
THOMSEN, E. and J. MØLLER. 1963. *Influence of neurosecretory cells and of corpus allatum on intestinal protease activity in the adult Calliphora erythrocephala Meig*. J. exp. Biol. 40: 301-321.
VILLEZ, E. J. DE. 1965. *Isolation of the proteolytic digestive enzymes from the gastric juice of the crayfish Orconectes virilis (Hagen)*. Comp. Biochem. Physiol. 14: 577-586.
WALDNER-STIEFELMEIER, R. D. 1967. *Untersuchungen über die Proteasen im Wildtyp und in den Letalmutanten (lme und ltr) von Drosophila melanogaster*. Z. vergl. Physiol. 56: 268-289.

N° 55. **Charles H. Taban** et **Mariuccia Cathieni.** — *Marmosa mitis.* Animal de laboratoire idéal pour l'étude de l'organogénie expérimentale. (Avec 1 figure)

Dépt. de Morphologie. Division II (Anatomie) (Dir. Pr. J.-A. Baumann) [1]

Les marsupiaux présentent de grands avantages pour l'étude de l'organogénie expérimentale. Le développement à la naissance correspond à un stade embryonnaire précoce (chez l'Opposum le développement du nouveau-né correspond par exemple à celui d'un fœtus humain de 2 mois in utéro, il paraît en être de même pour *Marmosa*).

A la naissance les défenses immunologiques ne sont pas encore établies ce qui permet d'éviter les phénomènes de rejet des greffes. Les opérations sur animaux au stade de développement précoce, toujours délicates in utéro, deviennent beaucoup plus aisées, il suffit de récliner les replis cutanés servant de poche.

L'observation de l'action d'agents tératogènes, de médicaments, d'hormones est facilitée. De plus il est possible de soumettre à l'examen histologique des animaux de même portée à des dates différentes.

Chez l'Opossum Mizell en 1968 a obtenu après greffe de tissu nerveux une régénération de la patte postérieure. L'un de nous a tenté de répéter cette opération chez le fœtus de lapin (Taban, 1971), mais les difficultés techniques n'ont pas permis une survie de plusieurs semaines des animaux opérés, survie nécessaire à l'évaluation définitive des capacités régénératrices du fœtus de lapin. Il était tentant de reprendre les expériences de Mizell chez l'Opossum, malheureusement ce n'est pas un animal dé laboratoire en Europe. Pour obtenir des portées à date de fécondation connue, les américains prennent les femelles sauvages portantes, enlèvent les petits pendus aux mamelles et dans ces conditions, obtiennent des femelles aptes à la fécondation en laboratoire. Cette technique est impossible chez nous. Au cours d'une visite de camp Davis (UCLA) l'un de nous a eu le privilège d'observer la colonie de *Marmosa mitis* de Barnes et Wolf. *Marmosa mitis* ou *robinsoni* est un marsupial d'Amérique du Sud qui peut être gardé en laboratoire et s'y reproduire.

D'une taille intermédiaire entre le rat et la souris il est d'un maniement commode. Il ne possède pas de poche mais les petits attachés aux mamelons sont recouverts de replis cutanés.

A la naissance, qui survient 14 jours après la copulation, les petits pèsent 100 mg. Ils restent attachés pendant 3 semaines et ne quittent pas la mère pendant

---

[1] 20, rue Ecole-de-Médecine 1211 Genève 4.

5 jours (ce n'est qu'alors que les yeux s'ouvrent.) L'adulte pèse de 40 gr à 80 gr.

A l'Institut d'Anatomie de Genève nous avons obtenu des *Marmosa* de Colombie par l'intermédiaire d'un marchand de Floride. Elles ont parfaitement

FIG. 1.

Photo d'un adulte jeune. Notez l'aspect gracieux de l'animal et sa longue queue, indispensable pour la copulation qui se produit alors que mâle et femelle sont suspendus par cet appendice.

supporté le voyage et prospèrent normalement. Nous avons pensé utile de signaler la possibilité de développement de telles colonies. En Europe, à notre connaissance, c'est la première du genre. Elle apportera espérons-nous, un matériel de valeur pour les recherches non seulement de régénération de la patte de mammifère, mais aussi pour les autres études mentionnées plus haut.

BIBLIOGRAPHIE

BARNES, R. D.; H. G. WOLF. 1971. *The husbandry of* Marmosa mitis *as a laboratory animal.* International Zoo Yearbook II: 50-54 Published by the Zoological Society of London.

MIZELL, M. 1968. *Limb regeneration: Induction in the newborn Opossum.* Science 161: 283-286.

— and J. J. ISAACS. 1970. *Induced regeneration of hindlimbs in the newborn Opossum.* Am. Zool. 10: 141-155.

TABAN, C. H. 1971. *Tentatives d'induction de la régénération d'organes chez les Mammifères. I. Résultats d'amputation et greffe de tissu nerveux chez l'embryon de lapin.* Rev. Suisse Zool. 78: 1252-1268.

N° 56. **Charles H. Taban** et **Mariuccia Cathieni.** — Curieuse cicatrice après amputation de la patte chez un chevreuil (*Capreolus capreolus*). (Avec 3 figures)

Dépt. de Morphologie. Division II (Anatomie) (Dir. Pr. J.-A. Baumann) [1]

Affuté par le Dr J.-B. Delay, radiologue, un malheureux chevreuil est tombé le 23 octobre 1971 à St-Cergue-en-Plaine près de Colmar. Heureux de son adresse

Fig. 1.

Sabot normal droit de l'animal, vu par-dessous

notre confrère ramassant son gibier a constaté que la patte postérieure gauche avait un aspect très particulier. Elle présentait un raccourcissement de 16 cm environ. L'extrémité du membre était formée par une cornification en forme de sabot.

Cet animal âgé de 3 ans pesait 20 kg.

L'examen radiologique de la patte, de la racine à l'extrémité, a permis d'exclure une malformation congénitale. Le traumatisme a dû se produire au

---

[1] 20, rue Ecole-de-Médecine, 1211 Genève 4

FIG. 2.

Extrémité transformée, vue par dessous.
Noter l'image curieuse en deux parties, rappelant le sabot.

FIG. 3.

Radiographie de face de la patte amputée.
Elle confirme le diagnostic de fracture ancienne avec amputation.

cours du jeune âge de l'animal car il a entraîné un certain degré d'atrophie non seulement de la masse musculaire de la patte mais aussi du squelette.

Cette observation rappelle les résultats de régénération de l'ongle obtenu par Scharf après amputation passant par le milieu de la phalange moyenne des doigts chez le rat (1961-1963).

BIBLIOGRAPHIE

SCHARF, A. 1961. *Experiments or regenerating rat digits.* Growth 25: 7-23.

— 1963. *Reorganization of cornified nail-like outgrowths related with the wound healing process of the amputation sites of young rat digits.* Growth 27: 255-269.

N° 57. **Claude Vaucher.** — Chétotaxie de la Cercaire de *Opisthioglyphe megastomus* Baer, 1943 (Trematoda, Plagiorchidae).

(Avec 5 figures dans le texte)

Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel

Travail dédié au professeur Jean G. Baer à l'occasion de son soixante-dixième anniversaire.

La répartition des cils sensoriels à la surface du corps des Cercaires (chétotaxie) est d'un usage très récent en systématique des Trématodes. Dans sa remarquable thèse, RICHARD (1971) décrit 43 Cercaires et met au point des formules permettant de situer topographiquement les papilles. Celles-ci sont disposées en cycles qui se divisent en groupes. Pour chaque espèce, le nombre de papilles de chaque cycle est constant à quelques unités près. D'autre part, les papilles forment des « constellations » dont le dessin est également très proche d'un individu à l'autre. La chétotaxie est actuellement l'un des meilleurs moyens pour l'identification des Cercaires et sa valeur phylétique sera d'autant plus évidente que le nombre d'espèces décrites augmentera.

Dans la présente note, nous décrivons la chétotaxie de la Cercaire de *O. megastomus* Baer, 1943, parasite de la Musaraigne aquatique *Neomys fodiens* (Pennant), dont nous avons très récemment élucidé le cycle évolutif (VAUCHER, 1971). La technique d'imprégnation argentique et la nomenclature utilisées dans notre description sont celles de RICHARD (1971).

Description [1]

(voir fig. 1-5)

Cycles céphaliques

C I complet: 1 C I V, 4 C I L, 1 C Id_1, 1 C Id_2
C II normal: 1 C II_0, 1 C II_1, 1 C II_2, 1 C II_3, 1 C II_4 et 1 C $II_{4\ bis}$
C III normal: 2 C III_1, 8 + 2 C III_2, 5-6 C III_3

Papilles du stylet

St_1: 12-17 papilles; St_2: 5-6 + 3-4 papilles
St V et St D non discernables des St_1. Cependant, deux papilles placées de part et d'autre de l'orifice du stylet pourraient représenter deux St D. Nous les avons comptées dans les St_1.

Papilles de la face ventrale

1 A I V, 1 A II V, 1 A III V, 1 M I V, 1 P I V et 1 P II V.
Ces papilles forment deux lignes parallèles longitudinales sur la face ventrale.

Papilles de la face dorsale

3 + 3 + 2 St DL; 2 + 4 + 2 A I D; 2 A III D, 1 M I D, 1 P I D et 1 P III D.

Papilles latérales

L'attribution des papilles latérales aux différents cycles est assez difficile; nous proposons le schéma suivant:
6-7 A I L, 1 A II L, 2 A III L, 8-9 M I L, 1 P I L, 2 P II L et 6-8 P III L.

Papilles de l'acetabulum

Cycle interne de 8-9 papilles (S_1) et cycle externe de 6 papilles (S_2). Le nombre total de papilles de l'acetabulum est le plus souvent de 15; nous avons compté 14 à plusieurs reprises et une fois 16 papilles.

---

[1] Nous remercions très vivement M[me] J. Richard de nous avoir judicieusement conseillé dans la description de cette Cercaire.

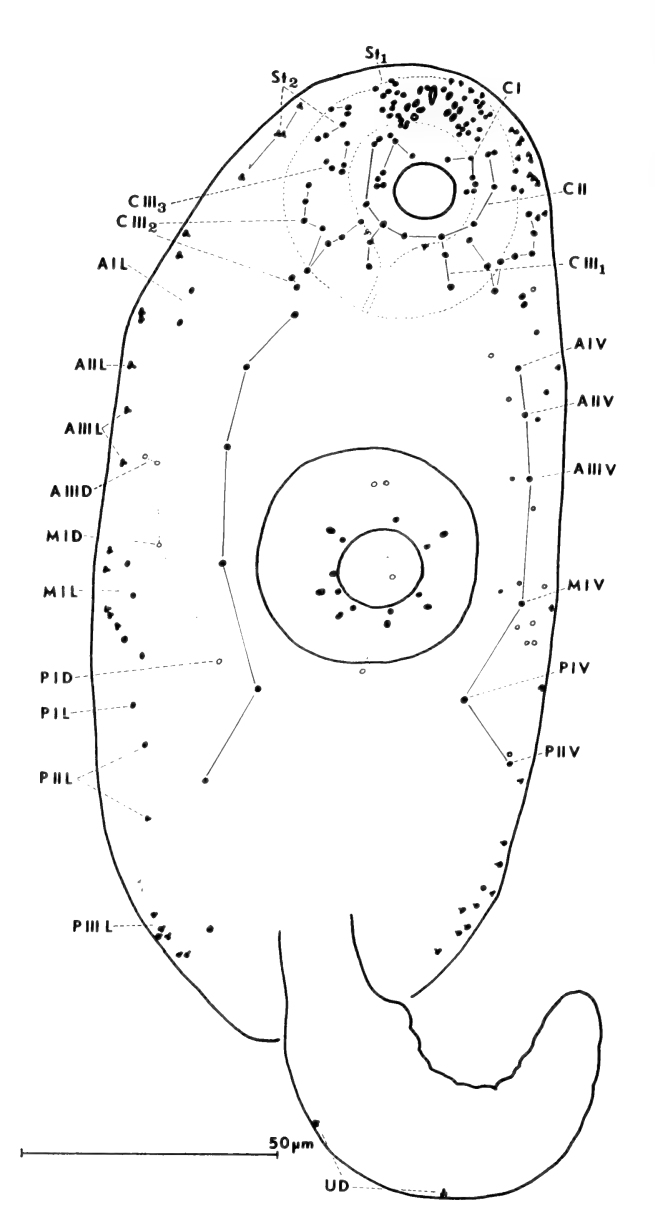


Fig. 1.

O. megastomus Baer: chétotaxie de la Cercaire, disposition des papilles ventrales, latérales et médio-dorsales.

Papilles de la queue

2 U D disposées en tandem.

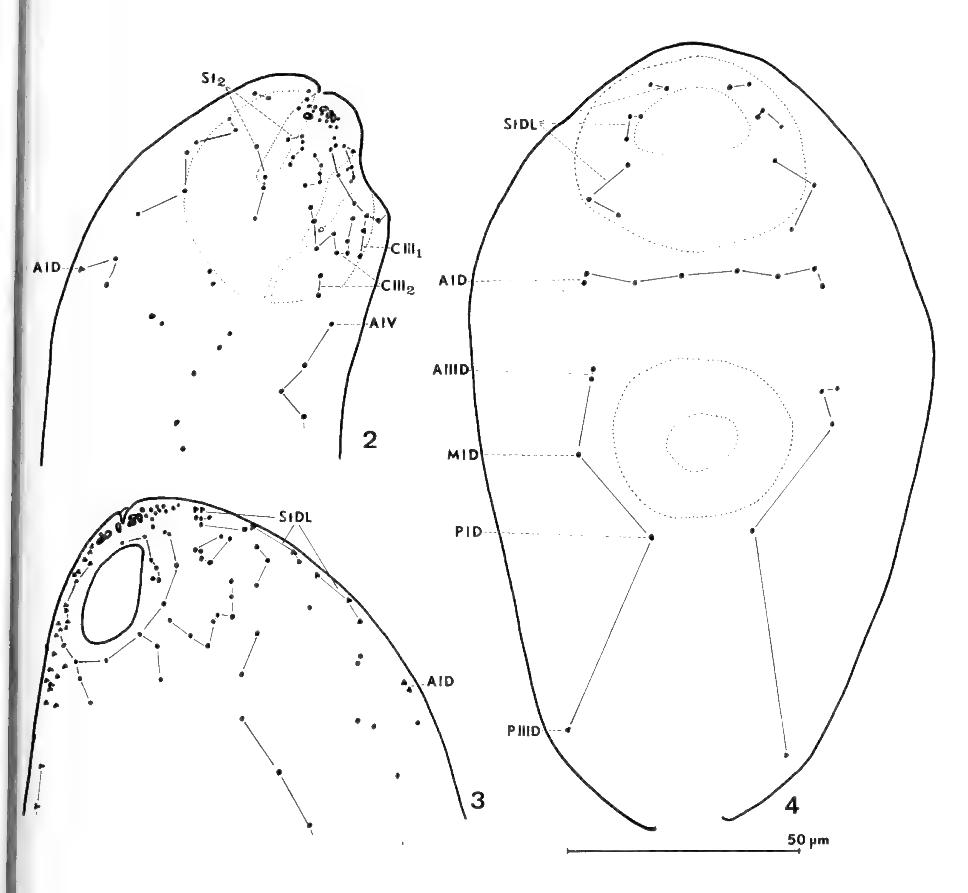


FIG. 2-4.

O. megastomus Baer: chétotaxie de la Cercaire.
FIG. 2: vue latérale de l'extrémité antérieure.
FIG. 3: vue sub-ventrale de l'extrémité antérieure.
FIG. 4: vue dorsale.

DISCUSSION

La chétotaxie des espèces voisines *O. rastellus* (Olsson, 1876) et *O. ranae* (Frölich, 1791) est décrite par DOBROVOLSKY (1965), COMBES (1968) et RICHARD (1971). De plus, *Cercaria* 4 Richard, 1971 a été attribuée par elle à *O. endoloba* (Dujardin, 1845).

La Cercaire de *O. megastomus* se distingue de celles des autres *Opisthioglyph* dont la chétotaxie a été étudiée par la présence de deux papilles C III_1 puisqu les autres Cercaires en possèdent une seulement. De plus, il n'y a qu'une A I chez *O. megastomus*, alors qu'il y en a deux chez ces autres Cercaires. La présenc de deux C III_1 ainsi que la disposition des St DL (RICHARD, *in litt.*) font de C *megastomus* une espèce proche, du point d vue de la chétotaxie, du genre *Plagiorchis*. L disposition des A I D, cependant, est iden tique à celle de *O. rastellus*.

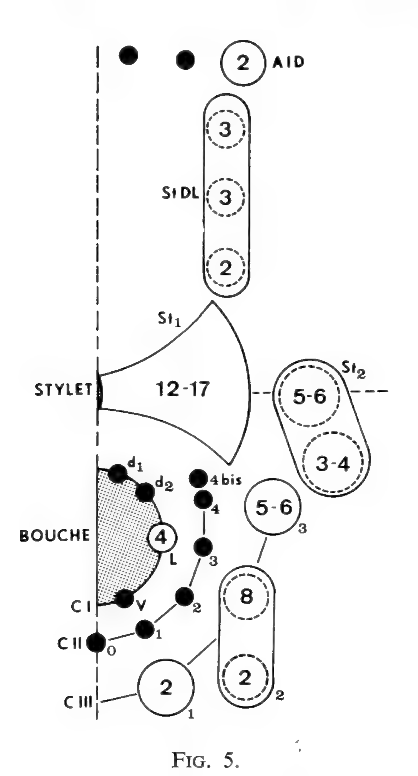


FIG. 5.

O. megastomus Baer: schéma de la chétotaxie de la région antérieure.

Les figures 1 et 4 montrent que, che *O. megastomus*, les papilles médio-dorsale appartiennent aux groupes A III D (2 pa pilles), M I D et P I D. Chez les autre espèces, il y a aussi 4 papilles médio-dorsales mais elles appartiennent aux groupes A II D (2 papilles), A III D et M I D. Le faible nom bre de Cercaires d'Opisthioglyphinae connue quant à leur chétotaxie ne permet pas de préciser actuellement si la disposition de papilles médio-dorsale de *O. megastomus* es exceptionnelle.

Par sa chétotaxie, *O. megastomus* occupe donc une place à part parmi les *Opisthioglyphe*. Ce fait est à mettre en parallèle avec les autres caractères biologiques de cette espèce: d'une part, c'est l'un des rares *Opisthioglyphe* à parasiter des Mammifères. D'autre part, le cycle évolutif présente aussi la particularité que les Métacercaires peuvent se former de deux manières, soit à l'intérieur des sporocystes, soit chez un Crustacé Amphipode, *Gammarus pulex* L. Dans le cas des parasites de Batraciens, les Métacercaires se forment dans des larves d'Insectes, dans la cavité buccale des Têtards, parfois dans le pied d'une Limnée, mais jamais dans les sporocystes.

RÉSUMÉ

L'auteur décrit la chétotaxie de la Cercaire de *Opisthioglyphe megastomus* Baer, 1943 d'après les méthodes proposées par RICHARD (1971). Par sa chétotaxie, cette Cercaire se distingue nettement de celles des autres espèces du genre *Opisthioglyphe* dont la chétotaxie est connue. De ce point de vue, comme du

point de vue de son cycle évolutif, *O. megastomus* occupe une place à part dans le genre.

SUMMARY

A. describes the chetotaxy of the cercaria of *O. megastomus* Baer, 1943 in accordance with the methods proposed by RICHARD (1971). According to its chetotaxy, this cercaria may be clearly separated from those of the other species of the genus *Opisthioglyphe* which have been studied by this method. *O. megastomus*, both by this larval character and by its life cycle, occupies a separate position within the genus.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor beschreibt die Chaetotaxie der Cercarie von *O. megastomus* Baer, 1943 nach den von RICHARD (1971) vorgeschlagenen Methoden. Diese Cercarie unterscheidet sich durch ihre Chaetotaxie deutlich von den andern der Gattung *Opisthioglyphe*, sofern deren Chaetotaxie bekannt ist. Aus diesem Grunde, und bedingt durch die Besonderheit des Entwiklungszyklus, beansprucht *O. megastomus* einen gesonderten Platz in der Gattung *Opisthioglyphe*.

BIBLIOGRAPHIE

COMBES, C. 1968. *Biologie, écologie des cycles et biogéographie de Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'est des Pyrénées.* Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. 51: 1-195.

DOBROVOLSKY, A. A. 1965. *Some new Data on the life-cycle of Opisthioglyphe ranae (Frölich, 1791) (Plagiorchidae).* Helminthologia 6: 205-221.

RICHARD, J. 1971. *La chétotaxie des Cercaires. Valeur systématique et phylétique.* Mém. Mus. Nat. Sci. Nat. 67: 1-179.

VAUCHER, C. 1971. *Le cycle biologique du Trématode Opisthioglyphe megastomus Baer, 1943 (Plagiorchidae), parasite de la Musaraigne aquatique Neomys fodiens (Pennant).* C. R. Acad. Sci., Paris 273: 1815-1817.

N° 58. **Jürg Zettel.** — Nahrungsökologische Untersuchungen an Birkhühnern (*Tetrao tetrix*) in den Schweizer Alpen [1].

(Mit 4 Textabbildungen)

Zoologisches Institut der Universität Bern

Die Ökologie der Rauhfusshühner wird in Nordeuropa seit langem untersucht, jedoch fehlten bisher vergleichbare Untersuchungen der alpinen Populationen vollständig. Seit einigen Jahren werden nun Birkhühner auch in den Schweizer Alpen untersucht, unter der Leitung von PD Dr. U. N. Glutz von Blotzheim. Der vorliegende Bericht gibt den derzeitigen Stand der Untersuchungen über die Nahrungszusammensetzung wieder.

Methoden

Für die Untersuchung einer kleinen Population ist nur eine Methode zulässig, welche ohne Abschüsse auskommt. Feldbeobachtungen allein ergeben gezwungenermassen nur ein lückenhaftes Bild. Mit der Kotanalyse haben wir eine Methode in der Hand, welche alle Anforderungen erfüllt. Es zeigte sich, dass sie für Tetraoniden besonders gut geeignet ist, weil auch zarte Epidermen in der Regel nicht vollständig verdaut werden und im Kot nachgewiesen werden können. Die Methode hat auch den grossen Vorteil, dass sogar die Nahrung einzelner Tiere einer freilebenden Population über längere Zeit ohne grosse Störungen genau untersucht werden kann.

Bei der Präparation der Kotproben werden folgende Schritte ausgeführt:

- Die getrockneten Kotwürstchen werden in einer kochenden Mischung von Glycerin und Wasser gequollen und anschliessend zerzupft, wobei Xylemteile, Kiesel und andere die spätere Präparation störende Bestandteile entfernt werden.
- Durch Erhitzen in Kalilauge (KOH, 10%) und Säure (H_3CrO_3 und HNO_3, je 10%, im Verhältnis 1:1) wird das Pflanzenmaterial vollständig gebleicht, und bis auf die Epidermen weitgehend mazeriert.
- In einer alkoholischen Lösung von Sudan III wird spezifisch die Cuticula mit ihren Bestimmungsmerkmalen angefärbt.
- Einschliessen in Dauerpräparate (Glyceringelatine mit Wachsrand).

[1] Vorläufige Mitteilung. Mit finanziellen Beiträgen des Schweizerischen Bundes für Naturschutz.

Das Bestimmen der Pflanzenepidermen erfolgt nach Vergleichspräparaten, die ebenfalls in der beschriebenen Weise hergestellt werden. Quantitative Vergleichspräparate liefern Berechnungsfaktoren, mit deren Hilfe die ausgezählten Epidermisfragmente quantifiziert werden können.

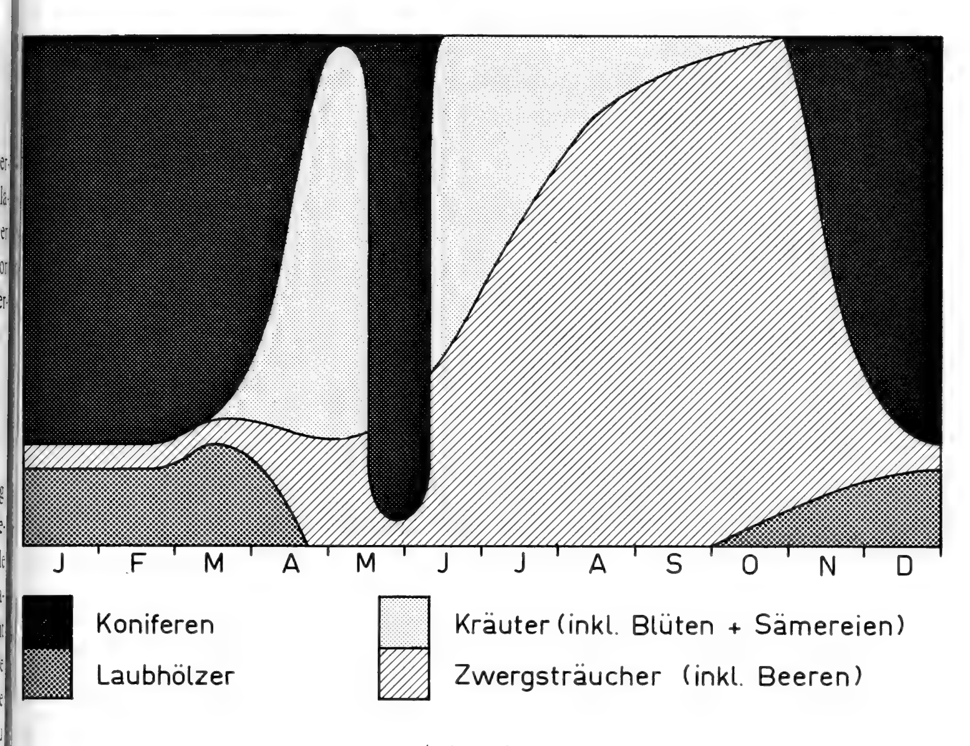


ABB. 1.

Durchschnittliche Zusammensetzung der Nahrung im Jahresverlauf. *Juniperus nana* wird in dieser Darstellung zu den Zwergsträuchern gezählt.

UNTERSUCHUNGSGEBIETE

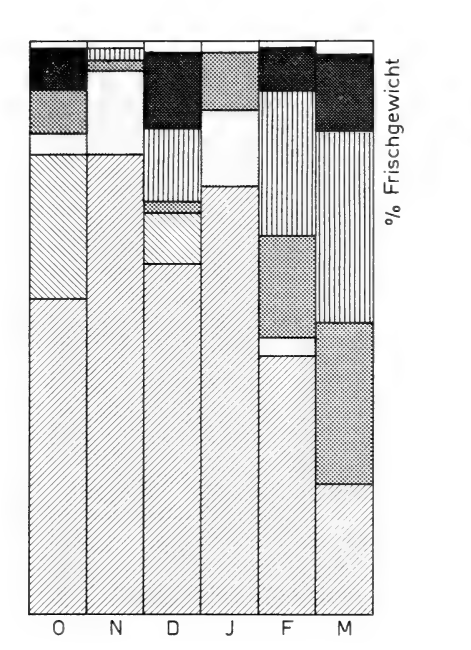
Die Untersuchungen begannen 1967 in den Berner Voralpen (Gantrischgebiet, Selibüel). Seit 1970 konzentriert sich die Arbeit auf den Aletschwald (Kt. Wallis).

Beiden Gebieten gemeinsam sind folgende Punkte:

— Lage an der oberen Waldgrenze.
— Baumbestand aus Koniferen, beigemengt Laubhölzer: Grünerle (*Alnus viridis*), Birke (*Betula pendula*) und Vogelbeere (*Sorbus aucuparia*).
— Im Wald mehr oder weniger dichte Bodenbedeckung durch Ericaceen.

Die wichtigsten Unterschiede sind:

— Zusammensetzung der Baumschicht:
Im Aletschwald Lärche (*Larix decidua*) und Arve (*Pinus cembra*) im Verhältnis ca. 1:1, beigemengt lokal Fichte (*Picea abies*). Im Gantrischgebie



	A	B	C
Varia	2	5	3
Pinus cembra	12	41	21
Larix decidua	23	55	33
Alnus viridis, Salix, Betula	31	68	43
Juniperus nana	31	18	27
Beeren von Vaccinien	8	0	6
Ericaceen	94	82	90

relative Häufigkeiten (in %)

A Oktober - Januar (viele apere Stellen) n=

B Februar - März (apere Stellen selten) n=

C Oktober - März n = 70

ABB. 2.

Nahrungszusammensetzung im Aletschwald, Oktober 1970 bis März 1971. Erst im Februar werden die Hühner durch eine zusammenhängende Schneedecke gezwungen, vermehrt auf Sträuchern und Bäumen zu äsen, was sowohl in der Säulenzusammensetzung wie auch in den relativen Häufigkeiten zum Ausdruck kommt. (*Pinus cembra* nimmt quantitativ nur unwesentlich zu, trotz mehrfacher relativer Häufigkeit!)

Fichte und Bergföhre (*Pinus mugo*) ca. 3:1, vereinzelte Arven. Die Lärche fehlt.

— Bodenvegetation ausserhalb des Waldes:
Im Aletschwald schliesst an den Lärchen-Arvenwald (*Rhododendro-Cembretum*) naturgemäss eine Krähenbeerheide (*Empetro-Vaccinietum*) an, stellenweise auch Krautweidenrasen (*Salicetum herbaceae*) und Borstgrasrasen (*Nardetum*). Am Selibüel sind es zum Teil gut gedüngte und dementsprechend fette Alpmatten.

RESULTATE

Nach den bisherigen Feldbeobachtungen und Analysen besteht eine prinzipielle Übereinstimmung der Nahrung in den beiden Untersuchungsgebieten, aber dem unterschiedlichen Angebot entsprechend liefern andere Arten die Hauptanteile. Abbildung 1 gibt ein provisorisches Bild der Nahrungszusammensetzung in einem durchschnittlichen Jahresverlauf. In einem schneereichen Winter besteht

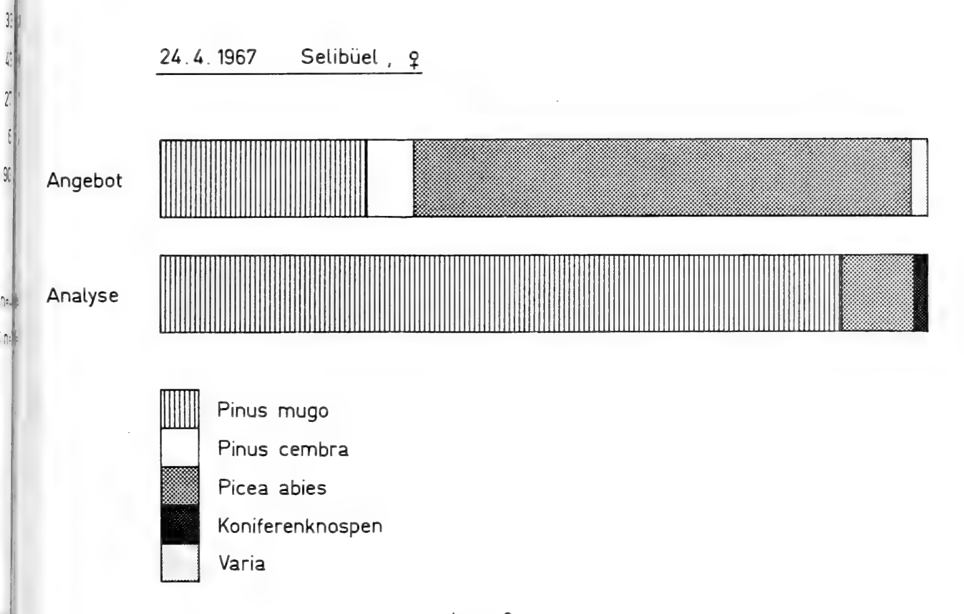


ABB. 3.

Einzelne Stichprobe aus den Berner Voralpen. Horizontaler Balken = 100 Volumenprozente. Auffallende Bevorzugung von *Pinus mugo*.

die Nahrung fast ausschliesslich aus Koniferenknospen, -nadeln, Laubholzknospen und -kätzchen. Diese Zusammensetzung wird dem Birkwild durch die Schneedecke aufgezwungen. Sobald Zwergsträucher wie Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*), Alpenrose (*Rhododendron ferrugineum*) und Wacholder (*Juniperus nana*) zur Verfügung stehen, verdrängen sie die Bäume und Sträucher fast vollständig aus der Nahrung (Abb. 2).

Im Verlaufe des Ausaperns nimmt der Anteil der Laubhölzer etwas zu, weil (bisher unter dem Schnee liegende) kätzchenreiche Grünerlen erscheinen.

Mit den ersten schneefreien Flecken erscheinen im Frühjahr auch die ersten Kräuter und stellen bald den grössten Anteil der Nahrung dar, zuerst in Gestalt junger Blätter, dann der Blüten (es scheint eine Vorliebe für die gelben Hahnen-

fussblüten und Kompositenköpfchen zu bestehen) und zuletzt in Form de Sämereien.

Die Ericaceen nehmen im Verlaufe des Frühlings und Sommers kontinuierlic zu und schnellen mit der Beerenreife in die Höhe. Das Angebot an Vaccinienbeere wird verwertet bis es erschöpft ist; unter Umständen tauchen Heidelbeere

Abb. 4.

Einzelne Bergföhre (*Pinus mugo*) aus einer intensiv beästen Föhrengruppe in den Berner Voralpen (Selibüel).

erneut im Frühling nach dem Ausapern in der Nahrung auf. Die Koniferen trete in der Frühlings- und Frühsommernahrung nochmals dominant in Erscheinung im Zeitpunkt der Blüte. Birkhühner können sich in diesem Zeitpunkt fas ausschliesslich von blühenden Zäpfchen und spriessenden Lärchennadeln ernähren

Dass von Birkhühnern bestimmte Pflanzen bevorzugt werden, veranschau lichen Abbildungen 2 und 3. Sämtliche Analysen aus dem Gantrischgebiet zeigen dass die Bergföhre der dominierenden Fichte vorgezogen und die Arve gemiede wurde. Sogar innerhalb der Bergföhre fand eine Auslese statt: Die ganze kontrol

lierte Birkwildgruppe (5 Stück) erschien lange Zeit regelmässig auf der gleichen Föhrengruppe, welche entsprechend starken Verbiss aufwies. In der Nähe befand sich eine weitere Bergföhrengruppe, welche offenbar früher durch die Birkhühner benutzt worden war. Der Verbiss war so stark, dass die Bäume wie abgestorben erschienen (Abb. 4).

Im Aletschwald wird die Lärche als Winternahrung eindeutig der Arve vorgezogen. Von der Lärche werden sowohl Lang- wie auch Kurztriebe gefressen, von der Arve Knospen, vorjährige Zapfen und Nadeln.

Die animalische Nahrung stellt in der Regel nur einen geringen Anteil dar. Bisher wurden Vertreter folgender Ordnungen gefunden: *Gastropoda*, *Opiliones*, *Saltatoria*, *Heteroptera*, *Coleoptera* und *Diptera*.

Zusammenfassung

Die Nahrung alpiner Birkhühner setzt sich im Jahresverlauf folgendermassen zusammen:

— Im Winter Nadeln und Knospen von Koniferen sowie Knospen und Kätzchen von Grünerle, Birke und Vogelbeere. Wenn zugänglich, werden aber Ericaceen vorgezogen.

— Im Frühling Frischgrün und junge Ericaceenblätter, spriessende Lärchennadeln und blühende Koniferenzäpfchen.

— Im Sommer Kräuter, Blüten (besonders gelbe wie *Ranunculus*, *Leontodon*, *Hieracium* und *Crepis*) und Sämereien.

— Im Herbst werden Beeren allem anderen vorgezogen.

Es besteht eine deutliche Vorliebe für bestimmte Pflanzen, so dass die Zusammensetzung der Nahrung nicht derjenigen des Angebotes entspricht.

Résumé

La nourriture du tétras lyre des alpes se compose de la manière suivante au cours de l'année:

— En hiver d'aiguilles et de bourgeons de conifères, de bourgeons et de chatons d'aulnes, de bouleaux et de sorbiers. Les Ericacées sont préférées lorsqu'elles sont accessibles.

— Au printemps de jeunes feuilles d'herbes et d'Ericacées, de jeunes aiguilles de mélèzes et de cônes de conifères en fleuraison.

— En été d'herbes, de fleurs (surtout à pétales jaunes comme chez *Ranunculus*, *Leontodon*, *Hieracium* et *Crepis*) et de graines.

— En automne les baies sont la nourriture préférée.

Il existe une préférence distincte pour certaines plantes, de sorte que la composition de la nourriture ne correspond pas à l'offre.

Summary

In the course of the year, the food of the alpine black grouse consists of the following:

— In winter: Needles and buds of conifers, buds and catkins of alder, birch and rowan. However, if available, *Ericaceae* are preferred.

— In spring: Young leaves of herbs and *Ericaceae*, young needles of larch and blossoming cones of conifers.

— In summer: Herbs, flowers (especially the yellow ones like *Ranunculus*, *Leontodon*, *Hieracium* and *Crepis*) and seeds.

— In autumn berries are the preferred food.

There exists a distinct preference for certain plants, and therefore the composition of the consumed food does not correspond to the composition of the available food.

N° 59. V. Ziswiler. — Die Darstellung von Oberflächenstrukturen des Verdauungstraktes mit Hilfe des Raster-Elektronenmikroskopes. (Mit 8 Textabbildungen)

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich

Einleitung

Die epithelialen Strukturen des Verdauungstraktes der Wirbeltiere konnten bisher nur unbefriedigend in der dritten Dimension erfasst werden. Aufsichten ausgebreiteter Gewebeteile unter der Lupe oder dem Lichtmikroskop waren durch den anhaftenden Schleim verdeckt, und die schwache Konsistenz hervortretender

Epithelstrukturen wie z.B. der Darmzotten liess diese postmortal sich umlegen oder in sich zusammenfallen.

Eine andere Möglichkeit der Oberflächenerfassung bestand darin, das Darmfaltenrelief oder die Muster von Drüsenfeldern zeitraubend anhand von Quer- und Längsschnittserien histologischer Präparate zu rekonstruieren. Diese Rekonstruktionsversuche liessen sich bei komplizierteren Epithelstrukturen stets nur unbefriedigend durchführen, besonders da durch die drastischen Eingriffe histologischer Präparation die feinen Schleimhautstrukturen deformiert wurden und nie mehr die Lage einnahmen, die sie in vivo eingenommen hatten. Im Rahmen unserer mikroskopisch-anatomischen Untersuchungen am Verdauungstrakt der Sauropsiden (Ziswiler, 1967; Ziswiler und Farner, 1973) setzten wir schliesslich einen sonst in der Kartographie verwendeten Zeichenapparat Perspektomat ein, der die Rekonstruktion perspektifischer Bilder auf Grund von Schnittserien ermöglicht. Auch diese Versuche blieben unbefriedigend; abgesehen von ihrer Aufwendigkeit an Material und Zeit, traten die erwähnten post mortem-Deformationen besonders deutlich in Erscheinung.

Erst die Benutzung des Raster-Elektronenmikroskops (REM) der Universität Zürich gestattete uns, einwandfrei die Oberflächenstrukturen des Verdauungsrohres darzustellen. Die erzeugten Bilder bestechen durch ihre Tiefenschärfe und geringe Verzerrung. Für unsere Untersuchungen sind dabei vor allem Vergrösserungen im unteren Bereich des REM, also etwa von 50-1000 fach, von Bedeutung, Gegenüber den konventionellen Verfahren ermöglicht die neue Betrachtungsmethode ein direktes Erfassen von Schleimhautstrukturen. Dabei kann nicht nur einwandfrei die Histoarchitektur der einzelnen Gewebe überblickt werden, sondern ebensogut können vereinzelte Zelltypen eruiert und quantitativ erfasst werden, sofern sie morphologisch von anderen Zellen unterscheidbar sind, wie z.B. die Becherzellen.

Einwandfrei lässt sich aus den Bildern auch die Lage und Anordnung von Drüsenmündungen und der Aufbau der Schleimhautreliefs studieren.

Für unsere Untersuchungen von besonderer Bedeutung ist der interspezifische Vergleich entsprechender Abschnitte des Verdauungskanals zum Studium phyletischer Radiationsvorgänge und zu Zwecken taxonomischer Diagnostizierung.

Material und Methoden

Unser besonderes Interesse gilt der Ernährungsspezialisation innerhalb gewisser Gruppen von Vögeln und Reptilien, wobei wir uns vor allem auf die Folgeadaptationen des Verdauungssystems konzentrieren. Unsere momentanen Schwerpunktgruppen sind unter den Vögeln die Oscines und die Psittaci, unter den Reptilien die Agamidae, die Iguanidae und Sphenodon. Von Vertretern dieser

Gruppen stammen nun unsere ersten REM-Darstellungen des Verdauungstrakte

Die Präparation der Objekte ist denkbar einfach. Von den einzelnen Ab schnitten des Verdauungskanals frischtoter Tiere werden ca. 50 mm² gross Stücke auf dem Objekttisch ausgebreitet, gefriergetrocknet, und nachher währen ca. 30 Minuten im Vakuum mit Gold bedampft. Dann sind die Objekte berei fertig zur Betrachtung im REM.

Teile, die besonders verschleimt sind, wie Darm und Ösophagus, pflegen wi vorerst während ca. 1 Woche in 4%igem Formalin zu fixieren. Dabei wird de Schleim besonders erhärtet. Er verbindet sich mit dem Chylus zu einem kompakte Kern und kann nachher mit diesem leicht von dem darunterliegenden Geweb gelöst werden.

Die oberflächenstrukturen

Während der Ösophagus der Sauropsiden abgesehen von der Anordnung de Drüsenfelder relativ einfach gebaut ist, zeichnen sich die folgenden Abschnitt des Verdauungsrohres durch reiche Oberflächenstrukturierung aus.

Der Drüsenmagen der Vögel ist charakterisiert durch eine dichte Besetzung mit zweierlei Drüsen, den einfach gebauten Schlauchdrüsen, die in hoher Dichte direkt in das Lumen des Drüsenmagens münden, und den mächtigen Zusammen gesetzten Drüsen, die weit in die Lamina propria hineinreichen und deren Aus führgänge zwischen den Schlauchdrüsen ebenfalls ins Lumen des Drüsenmagens münden. Die Zusammengesetzten Drüsen sind Rotationsellipsoide und zeichnen sich durch eine intensive innere Kammerung aus. Während sich der Feinbau dieser Drüsen anhand von Schnittpräparaten befriedigend studieren lässt, machte es bisher grosse Schwierigkeiten, die räumliche Anordnung der einzelnen Drüsen körper und ihrer Mündungen zwischen den Schlauchdrüsen zu rekonstruieren zumal das Ausführsystem der Zusammengesetzten Drüsen mit einem Zylinderepithel ausgekleidet ist, das sich fast nicht von jenem der Schlauchdrüsen unterscheidet. Die Aufsicht der Drüsenmageninnenfläche im REM gibt nun ein genaueres Bild der tatsächlich existierenden Verhältnisse. Man überblickt nicht nur die Anordnung der einzelnen Drüsen, sondern man ist auch in der Lage, eine verlässliche Auszählung der Drüsentypen z.B. für den taxonomischen Vergleich durchzuführen (Abb. 1, 2).

Der Muskelmagen der Vögel ist auf seiner Innenseite von der Koilinschicht (keratinoide Schicht) bedeckt, die von den darunterliegenden Schlauchdrüsen abgesondert wird. Bei körnerfressenden Singvögeln (Ziswiler, 1967) entdeckten wir verschiedene gruppentypische Strukturierungen der Koilinschicht (Abb. 3), z.B. Felder mit Zähnchen, Querleisten, Wülsten oder Feilkerben, die wir als Reibplatten identifizierten. Dabei stellte sich das Problem der Entstehung dieser Oberflächenstrukturen, ob diese Muster durch einen bestimmten

ABB. 1.

Innere Oberfläche des Drüsenmagens von *Neopsephotus bourkii*. z Mündung von Zusammengesetzten Drüsen; s Mündungen von Schlauchdrüsen. In den Mündungen der Zusammengesetzten Drüsen sind konkretisierte Sekretpfropfe zu sehen. Vergr. 120 fach

ABB. 2.

Mündungen einer Zusammengesetzten Drüse mit Sekretpfropf, umgeben von Schlauchdrüsen; *Coryphospingus cucullatus*. Vergr. 300 fach

ABB. 3.

Aufsicht auf die Koilin-Reibplatte im Muskelmagen von *Coryphospingus cucullatus*. Vergr. 600 fach

ABB. 4.

Aufsicht auf die Schlauchdrüsenschicht des Muskelmagens bei entfernter Koilinschicht. Das Relief der Reibplatte (vergl. Abb. 3) ist bereits in der Schlauchdrüsenschicht vorgeformt. m Mündungen von Schlauchdrüsen. Vergr. 600 fach

ABB. 5.

Dreieckzotten im Duodenum von *Coryphospingus cucullatus*.
Die schwarzen Flecken sind die Öffnungen von Becherzellen. Vergr. 600 fach

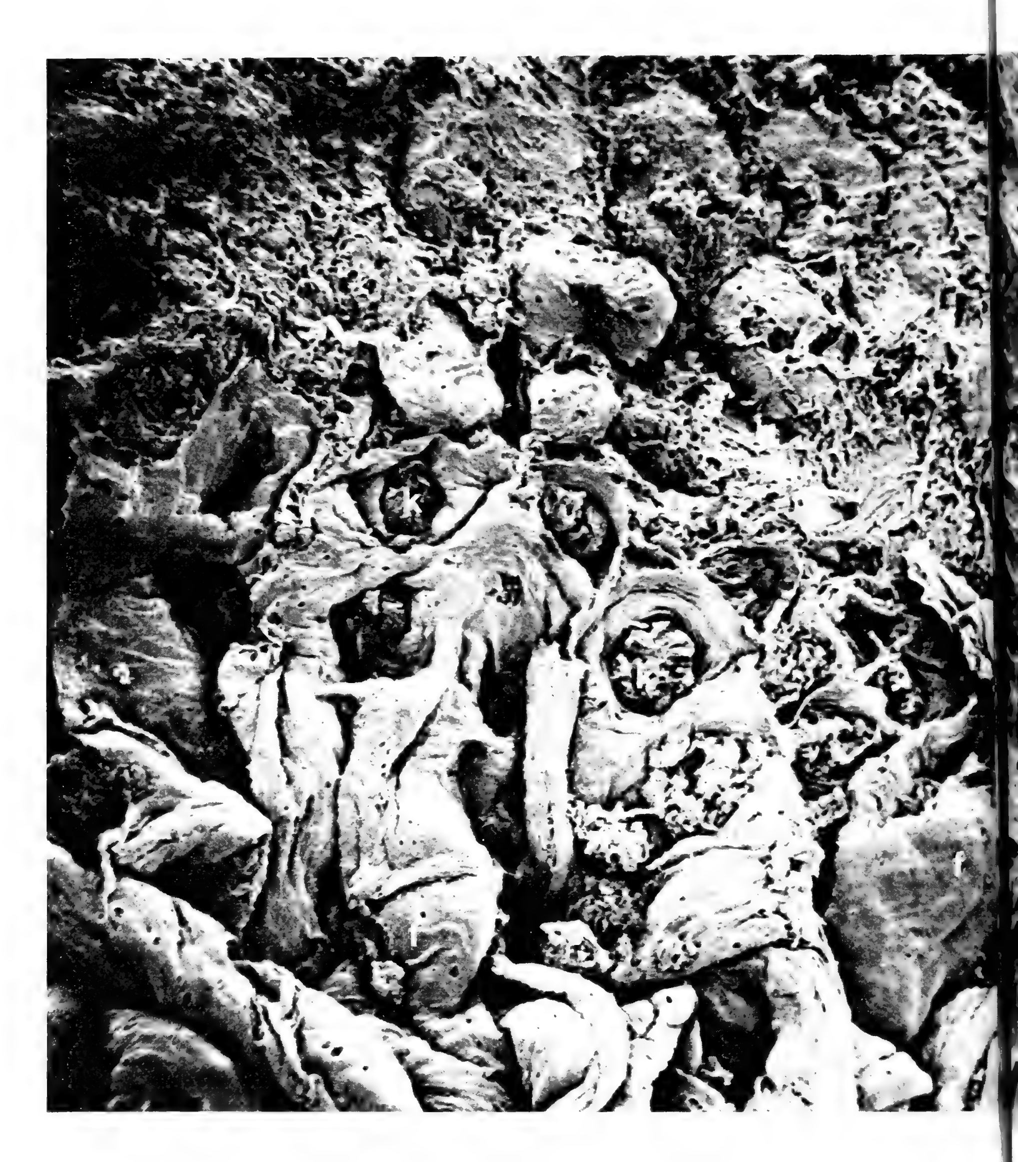


ABB. 6.

Darmschleimhaut im Duodenalabschnitt von *Coryphospingus cucullatus*.
Die runden Fingerzotten (f) sind umgeben von Lieberkühnschen Krypten (k). Vergr. 200 fach

Abb. 7.

Netzfaltenrelief im Ileumabschnitt von *Coryphospingus cucullatus*. Vergr. 180 fach

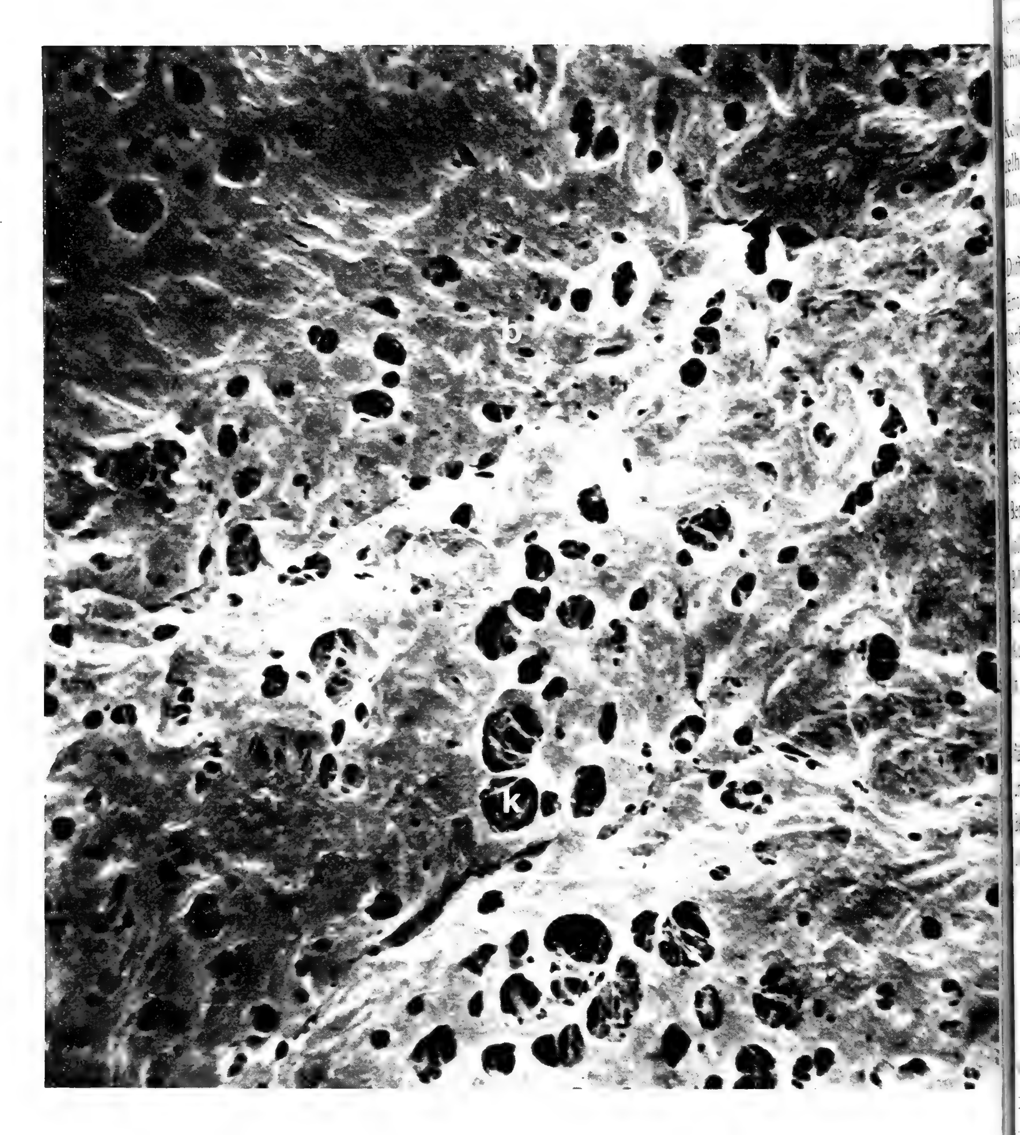


ABB. 8.

Innere Oberfläche des Enddarms von *Coryphospingus cucullatus*. Das Relief besteht aus wenig vortretenden Längsfalten. In der Schleimhaut sind die kleinen Öffnungen von Becherzellen (b) und die grossen Mündungen von Lieberkühnschen Krypten (k) zu erkennen. Vergr. 450 fach.

Sekretionsrhythmus entstehen, oder ob sich die Koilinschicht einfach einer schon vorhandenen Reliefstruktur des Bindegewebemantels in der Schlauchdrüsenschicht auflegt und dieses nachformt.

Unsere REM-Darstellungen des Muskelmagenlumens nach entfernter Koilinschicht zeigten deutlich, dass das Relief der Koilinschicht bis in alle Einzelheiten bereits durch die Schlauchdrüsenschicht und das sie durchdringende Bindegewebe präformiert ist (Abb. 4).

Der Darm der Vögel und Reptilien zeichnet sich nicht nur durch adaptive Differenzierungen in bezug auf seine Proportionen aus, sondern auch durch die Entwicklung hochdifferenzierter Reliefstrukturen zur Erzielung grösserer resorbierender Oberflächen. Ausgehend vom einfachen Zickzackfaltenrelief wurden Systeme von Höckerfalten, Lamellen, Netzfalten (Abb. 7), Dreieck- (Abb. 5) und Fingerzotten, ja sogar solche mit sekundären Zottensystemen evoluiert, deren Feinarchitektur sich bis heute nur schwer und zum Teil unvollständig erfassen liess. Die REM-Darstellung solcher Schleimhautgebilde hingegen offenbart dem Betrachter mit jeder wünschbaren Genauigkeit das System und den Aufbau solcher Oberflächenstrukturen. Schwierig war es bisher auch, sich ein genaues Bild von der Anordnung der Lieberkühnschen Krypten zu machen, im besonderen die Krypten von übrigen Vertiefungen der Darmschleimhaut zu unterscheiden. Auch hier erlaubt das REM eine eindeutige Ortung der Kryptenmündungen, die in der Regel durch einen typischen Sekretpfropf verschlossen sind (Abb. 6).

Besonders schön und deutlich lassen sich Becherzellen an der Epitheloberfläche ausmachen (Abb. 8). Bei der von uns praktizierten Entfernung von Chylus und Schleim werden offenbar auch die einzelnen Schleimpfröpfchen aus den Becherzellen herausgezogen, so dass die einzelnen Becherzellen im REM-Bild als dunkle Vertiefungen erscheinen.

Verwendbarkeit

Unsere vorläufigen Befunde ergaben, dass mittels des REM im lichtmikroskopischen Vergrösserungsbereich Aufsichten der inneren Oberfläche des Verdauungsrohres von hoher Qualität erzeugt werden können, die jedem konventionellen Verfahren der Betrachtung oder Rekonstruktion überlegen sind. Ein bedeutender Vorteil gegenüber den bisherigen Verfahren liegt in der sehr einfachen und wenig Zeit beanspruchenden Präparation der Gewebestücke, die es hinfort gestattet, solche Oberflächenanalysen routinemässig von grossen Serien von Beobachtungsmaterial durchzuführen. Damit ist der Weg offen für eine breit angelegte Erforschung der Oberflächenstrukturen des Verdauungstraktes innerhalb einzelner Wirbeltiergruppen. Da der Verdauungstrakt in Zusammenhang mit der ernährungstypischen Radiation einen evolutiv-adaptiv extrem wandelbaren

Organkomplex darstellt, können wir mit diesen Untersuchungen zu einem bessern Verständnis der Vielfalt rezenter Formen beitragen.

Zusammenfassung

Für die Untersuchung von Oberflächenstrukturen des Verdauungstraktes lassen sich mittels des REM Aufsichtsbilder von bisher nie erreichter Qualität erzeugen, die mühselige Rekonstruktionsversuche erübrigen.

Diese Bilder ermöglichen nicht nur neue Einsichten über den allgemeinen Aufbau des Verdauungssystems, sondern sie öffnen den Weg für vergleichende Untersuchungen grossen Ausmasses, die geeignet sind zu einem besseren Verständnis evolutiver Aufsplitterung innerhalb einzelner Wirbeltierklassen beizutragen.

Summary

With the aid of the scanning electron microscope pictures of the surface structure of the alimentary tract of high quality can be produced.

These pictures allow not only new judgements on the generalized structure of the alimentary tract, they also open new ways for comparative studies, which could help for a better understanding of the evolutive radiation within some classes of vertebrates.

Résumé

Par la méthode du microscope électronique à balayage, des photographies de haute qualité peuvent être obtenues de la structure superficielle du tractus digestif.

Ces photographies permettent non seulement des jugements nouveaux sur la structure générale du tractus digestif, mais elles offrent de nouvelles voies pour des études comparées, qui pourraient contribuer à une meilleure compréhension de la radiation évolutive au sein de quelques classes de vertébrés.

LITERATUR

Ziswiler, V. 1967. *Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel.* Zool. Jb. Syst. 94: 427-520.

— und D. S. Farner. 1973. *Digestion and the Digestive System of Birds.* Avian Biology, Vol. II, Academic Press, New York.

PUBLICATIONS

DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc.	1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
	2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
	3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
	4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
	5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
	6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
	7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
	8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
	9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
	10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
	11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
	12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
	13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
	14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
	15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
	16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
	17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
	18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie — FOSSILES — 1 vol. 4° avec 117 planches Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 79 — FASCICULE 3

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 79 | Fascicule 4 | 1972

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES
DE LA
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE
ET DU
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
DÉCEMBRE 1972

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 79 — FASCICULE 4

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1972:

SUISSE Fr. 225.— UNION POSTALE Fr. 230.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

COMMUNICATIONS
FAITES A L'ASSEMBLÉE DE LA SOCIÉTÉ HELVÉTIQUE DES SCIENCES NATURELLES,
TENUE A LUCERNE LES 13 ET 14 OCTOBRE 1972

MITGETEILT AN DER VERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN NATURFORSCHENDEN
GESELLSCHAFT IN LUZERN DEN 13. UND 14. OKTOBER 1972

Communications publiées plus tard ou ailleurs :

Werden später oder an anderem Orte mitgeteilt :

Züst, H., A. H. Egg, H. A. Hosbach und **E. Kubli** (Zürich). Regulation von Darmenzymaktivitäten und Isozymmuster der Hexokinase bei der Letalmutante 1 (2)me von *Drosophila melanogaster*.

Imboden, Ch. (Sempach). Die Mortalität des Kiebitz *(Vanellus Vanellus)* in Europa.

N° 60. **B. Bruderer** und **E. Weitnauer.** — Radarbeobachtungen über Zug und Nachtflüge des Mauerseglers *(Apus apus)* [1].

Schweizerische Vogelwarte Sempach

Weitnauer hat 1947 das Leben der Mauersegler eingehend beschrieben und hat sich in weiteren Artikeln (1949, 1952, 1954, 1955, 1956 und 1960) mit den Nachtflügen der Mauersegler auseinandergesetzt. Vogelzugbeobachtungen im Schweizerischen Mittelland mit dem Zielfolgeradar „Superfledermaus" [2] in den Jahren 1968—1971 ermöglichten es nun, unsicher Gebliebenes zu erhärten und offene Fragen mit neuen Methoden anzugehen.

Mit dem verfügbaren Feuerleitradar können einzelne Ziele gesucht, ausgewählt und anschliessend automatisch verfolgt werden. Ein parallel zum Radarstrahl verlaufendes Fernrohr ermöglicht tagsüber die Identifizierung im Strahl fliegender Vögel. Ihr Flugweg wurde mit einem zweikanaligen *XYY'*-Schreiber so aufgezeichnet, dass die eine Nadel die Projektion des Flugweges in die Horizontalebene (in einer Verkleinerung von 1:50 000) aufzeichnete und die andere Nadel die Projektion des Flugweges in die Vertikalebene (in 2,5-facher Überhöhung). Zeitmarken mit Abständen von 20 Sekunden ermöglichten die Bestimmung der Geschwindigkeit (vgl. Abb. 3). Die Fluktuationen der Radarechos wurden auf Magnetband registriert; daraus lassen sich die Flügelschlagmuster der verfolgten Vögel (Schlagfrequenz, Länge von Schlagphasen und Ruhephasen innerhalb des Fluges, vgl. Abb. 1) ableiten. Mit Hilfe automatisch verfolgter Windmessballone wurden pro Nacht 2—3 eigene Höhenwindmessungen durchgeführt. Weitere Angaben zur Methodik finden sich in früheren Publikationen von Bruderer (1969, 1971) und bei Bruderer et al. (im Druck).

Das hier verarbeitete Material stammt primär aus der Frühlingszugperiode 1971 (28. April—20. Mai: 160 Individuen) und aus 2 Nächten anfangs Herbstzugperiode 1970 (28.—30. Juli: 39 Exemplare). Die Beobachtungen wurden ergänzt durch Radarverfolgung von Seglern im Tagflug.

Zur Identifizierung der nachts fliegenden Mauersegler verwendeten wir die Flügelschlagmuster (Abb. 1), wobei sich eine Schlagfrequenz im Bereich von 6—8 Hz, Schlagphasenlängen in der Grössenordnung von 1—6 Sekunden, und Ruhephasen von 0,5—5 Sekunden als gute Merkmale erwiesen. Ein zusätzliches

---

[1] Durchgeführt mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

[2] Zur Verfügung gestellt durch die Firma Contraves AG (1968) und durch die Abteilung für Flieger- und Fliegerabwehrtruppen (seit 1969).

Merkmal ergaben die in den Gleitphasen häufigen Kippbewegungen der Segler um ihre Längsachse, die zu charakteristischen Streuquerschnittänderungen innerhalb von 0,3—0,5 Sekunden führten.

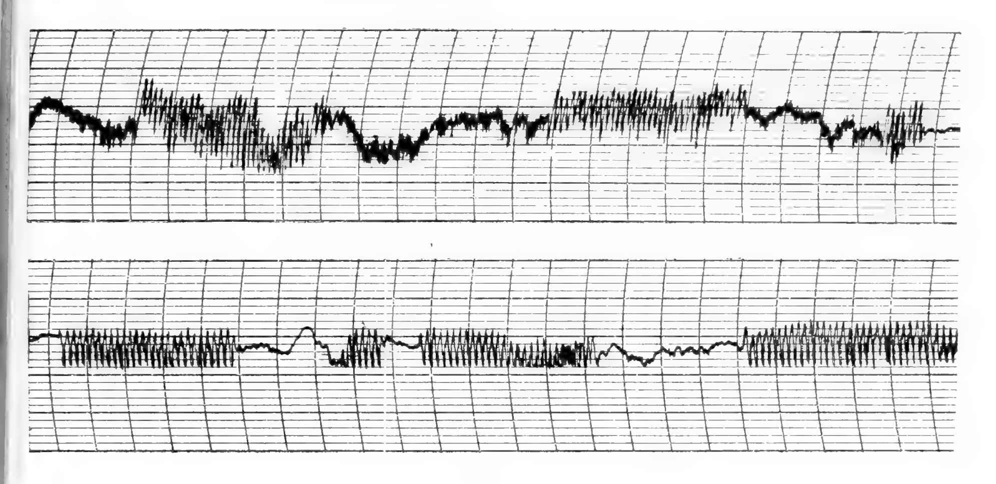


ABB. 1.

Typische Flügelschlagmuster zweier in der Luft nächtigender Mauersegler *Apus apus*; das obere Muster mit 7 Flügelschlägen pro Sekunde und Schlagphasen von 1 und 5 Sekunden Dauer, das untere mit 6 Schlägen pro Sekunde und Schlagphasen von 1, 5 und 6 Sekunden Dauer.

SCHLAGPHASEN UND GLEITPHASEN

WEITNAUER (1960) konnte weder bei eigenen Beobachtungen vom Flugzeug aus, noch bei Angaben von Piloten Hinweise auf Flügelschlagbewegungen der in der Luft nächtigenden Segler erhalten. Die Segler wurden verschiedentlich in warmen Luftschichten festgestellt. Der Gedanke an ein „Schweben" in warmen Aufwinden drängte sich auf, war aber in Anbetracht der schmalen Flügelflächen der Segler kaum glaubhaft.

Die Beobachtungen mit dem Zielfolgeradar zeigten beim Horizontalflug nie Gleitphasen von mehr als 12 Sekunden Dauer (vgl. Abb. 2). Lediglich beim Absinken wurden Gleitphasen von 22—34 Sekunden ohne erkennbare Flügelschläge, jedoch mit ständigen Kippbewegungen und Wendungen festgestellt. Der eindeutige Nachweis, dass es sich bei diesen sinkenden Vögeln um Mauersegler handelte, gelang bei einem Exemplar, das nach 40 Sekunden Absinken zum Horizontalflug überging und ein normales Flügelschlagmuster ergab. Nr. 9/122 (vgl. Abb. 3) zeigte eine andere Möglichkeit des Absinkens, indem dieser Vogel bei etwa 80% der Wendungen kurze Schlagphasen von 3—5 Schlägen einfügte.

Die Abbildungen 1 und 2 zeigen, dass die Länge von Schlagphasen und Gleitphasen in weiten Grenzen variieren kann, dass aber bei allen Nachtflügen ohne starken Höhenverlust Flügelschläge notwendig sind. Ziehende und „stationäre“ Individuen lassen sich aufgrund der Schlagphasenfolge nicht sicher unterscheiden, obwohl bei stationären Vögeln die Ruhephasen oft etwas länger

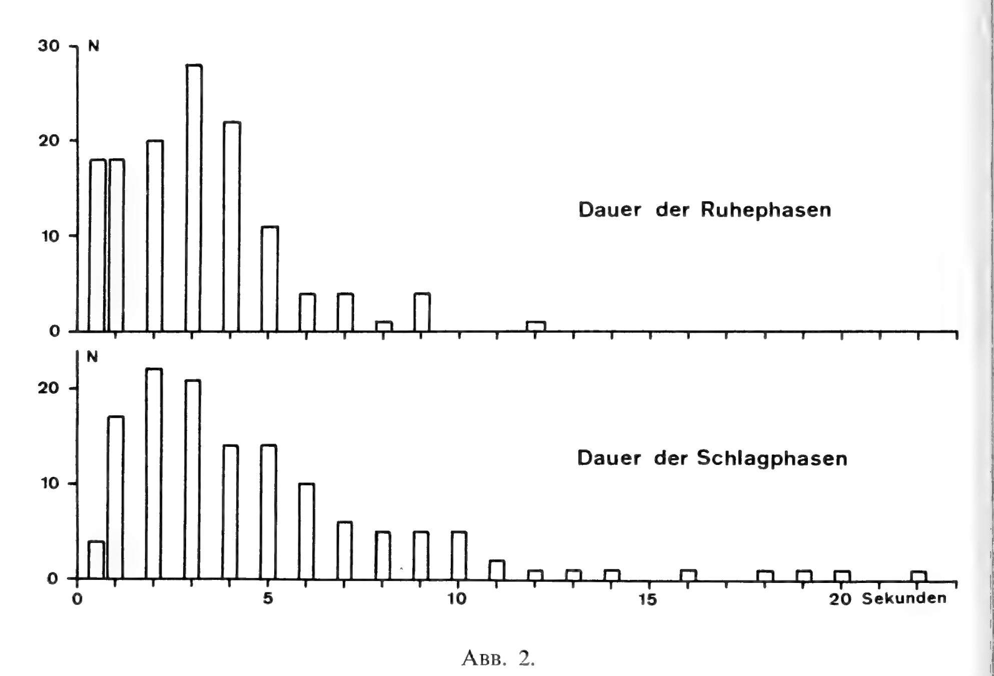


Abb. 2.

Dauer der Ruhephasen und Schlagphasen bei horizontal fliegenden Mauerseglern in der Nacht.

sind. Die Länge von Schlagphasen und Pausen kann innerhalb desselben Fluges ständig wechseln.

Schlagfrequenz

Im Tagflug variiert die Schlagfrequenz zwischen 5,5 und 11,3 Hz; häufigste Werte liegen nach unsern Messungen um 8 Hz (Bruderer et al., im Druck), nach Oehme (1968) um 7 Hz. Bei Nachtflügen schwankt die Schlagfrequenz bedeutend weniger als bei Jagd- uns Spielflügen während des Tages: Die Extremwerte liegen zwischen 5,5 und 8 Hz, Normalwerte zwischen 6 und 7 Hz; der Mittelwert von 100 Individuen ist 6,9 Hz. Die Schlagfrequenz zeigt keine eindeutige Abhängigkeit von Windrichtung oder Flugart.

Flugwege

Einige Beispiele (Abb. 3) mögen andeuten, wie die Flugwege der nächtlich fliegenden Mauersegler aussehen. Wir fassen im folgenden die wichtigsten Merkmale der ausgewählten Flugwege stichwortartig zusammen:

Nächtigungsflüge ohne Zugcharakter:

Grösste Variationsmöglichkeiten bezüglich Richtungs- und Höhenveränderungen;
Geschwindigkeiten variabel, jedoch allgemein sehr gering (vgl. folgenden Abschnitt).

14/9 Nur geringe Höhenveränderungen, zuerst mit Seitenwind (die sichtbare Geschwindigkeit entspricht ungefähr der Eigengeschwindigkeit von ca. 23 km/h, anschliessend mit Rückenwind, wobei eine Geschwindigkeit über Grund von 35—40 km/h entsteht.

17/3 Starke Höhenveränderungen, geringe Kursänderungen bei seitlichem Wind. In horizontalen Flugphasen Eigengeschwindigkeiten von 15—20 km/h.

16/30 Kurvenreicher Flugweg im Zeitraum von über einer halben Stunde. Windeinfluss z.T. ebenfalls erkennbar; Fluggeschwindigkeit aber auch unabhängig von Wind sehr variabel. Sehr niedrige Geschwindigkeiten streckenweise bedingt durch starke Höhenveränderungen oder unter Umständen durch kleinräumige, vom Schreiber nicht erfassbare Kurvenflüge.

Absinken am Morgen:

9/122 Das Absinken am Morgen erfolgt besonders bei Windstille, oft sehr steil, vielfach ohne Flügelschlag; (im vorliegenden Fall waren kurze Schlagphasen vorhanden).

Horizontalflüge am Morgen:

Verschiedentlich wurden am Morgen sehr rasche geradlinige Flüge in Zugrichtung beobachtet. Wir fragen uns, ob es sich hier um echten Tagzug handelte oder lediglich um eine rasche Kompensation für nächtliche Dislokationen.

7/204 Wir erkennen hier eine „Zuggeschwindigkeit“ von ca 55 km/h und eine Eigengeschwindigkeit von nahezu 40 km/h.

9/134 Dieser Vogel erreichte bei Windstille eine Geschwindigkeit von ca 45 km/h.

Mitwindbewegungen nächtigender Segler:

10/7 Oft fliegen die Segler nachts in Windrichtung. Ihre Eigengeschwindigkeit ist dabei relativ niedrig; hier z.B. etwa 22 km/h bei Rückenwind von ca. 23 km/h.

Ziehende Segler:

Ob ein Flugweg als Zugweg angesprochen wird, ist ein subjektiver Entscheid; wir verwendeten dazu in der gegebenen Prioritätsordnung folgende Kriterien:

Richtungssektor WNW—ENE (im Herbst WSW—ESE), geradliniger Flugweg, horizontaler Flugweg.
Mitwindbewegungen in Zugrichtung sind nach diesen Kriterien nicht von echten Zugbewegungen zu unterscheiden. Es scheint jedoch, dass beim Zug höhere

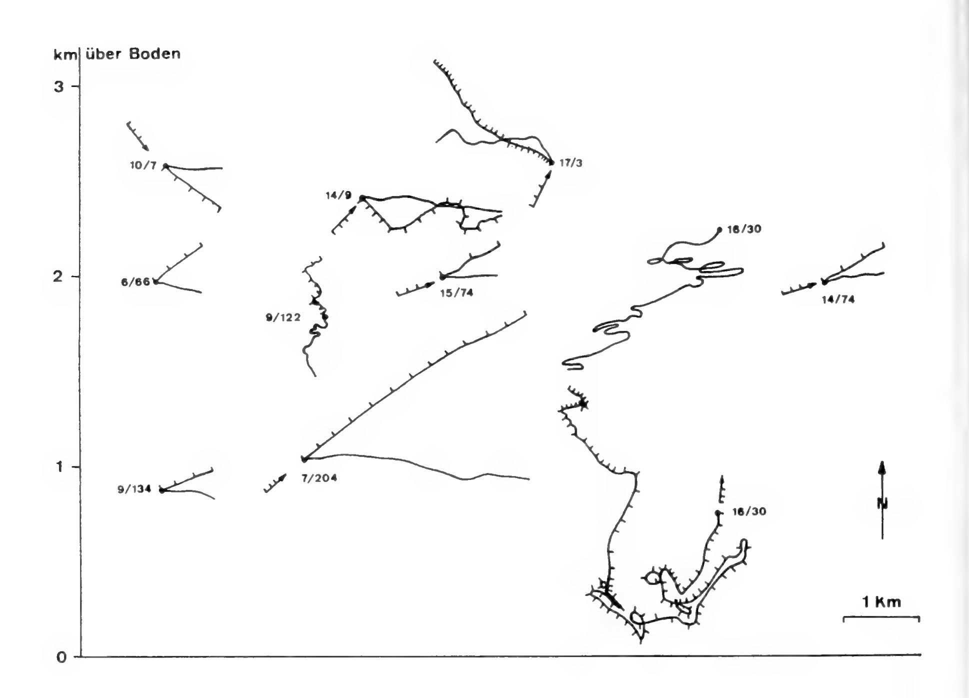


Abb. 3.

Flugwege von Mauerseglern im Mai 1971: Der Beginn jedes Flugweges ist mit einem Punkt markiert; neben dem Punkt stehen jeweils zwei Zahlen, von denen die erste das Datum bezeichnet, die zweite stammt von einer fortlaufenden Numerierung aller automatisch verfolgter Vögel (Zuvögel und Mauersegler) in der betreffenden Nacht (z.B. 7/204 bezeichnet den 204-ten Vogel in der Nacht vom 7./8.5.71). Von den Punkten aus gehen in der Regel zwei Linien; die eine ist mit Zeitmarken im Abstand von 20 Sekunden versehen und gibt die Projektion des Flugweges in die Horizontalebene (gemäss Massstab rechts unten); die Linie ohne Zeitmarken gibt die Projektion des Flugweges in die Vertikalebene in 2,5-facher Überhöhung (gemäss Skala auf der Ordinate); bei Nr. 16/30 ist der horizontale Flugweg aus Platzgründen nach unten verschoben. Ein Pfeil mit Zeitmarken beim Anfang der Flugwege gibt den Windvektor der den Vogel beeinflusste; fehlt ein Pfeil, so darf mit Windstille gerechnet werden. Kommentar zu den einzelnen Flugwegen im Text.

Eigengeschwindigkeiten bevorzugt würden, als dies bei Nächtigungsflügen üblich ist.

6/66 Bei Windstille wurde hier eine Geschwindigkeit von ca. 45 km/h erreicht.

14/74 Zuggeschwindigkeit um 55 km/h, Eigengeschwindigkeit gut 30 km/h (bei leicht steigender Flugbahn).

15/74 Zuggeschwindigkeit um 75 km/h, Eigengeschwindigkeit nahezu 50 km/h.

Fluggeschwindigkeit

Da die Mauersegler allgemein als sehr rasche Flieger gelten, mögen die im vorigen Abschnitt genannten geringen Fluggeschwindigkeiten etwas erstaunen. Herzog (1968) kam bei Versuchen mit gefrorenen Seglern an seinem Flugkarussel zum Schluss, dass für diese Art optimale Flugbedingungen im Bereich zwischen 65 und 185 km/h liegen. Messungen der Flugzeiten zwischen zwei Hausgiebeln (vgl. Weitnauer, 1947) zeigen, dass das Flügelprofil der Segler im reissenden Abwärtsflug durchaus so hohe Geschwindigkeiten zulässt, ergeben aber anderseits,

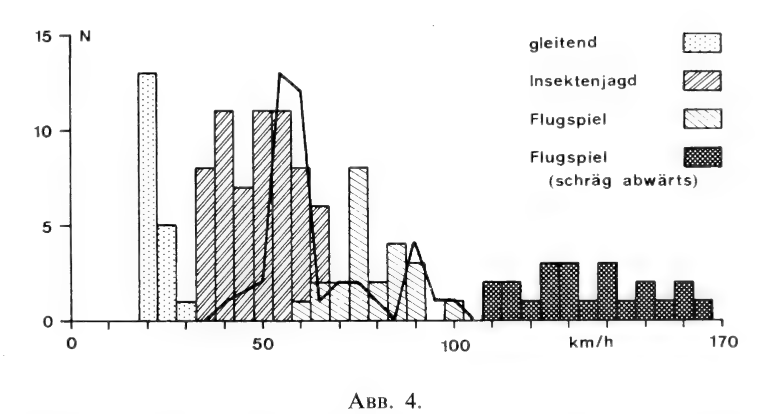


Abb. 4.

Optisch gemessene Fluggeschwindigkeiten von Mauerseglern im Tagflug, nach Messungen von Weitnauer (Säulen) und von Oehme 1968 (Kurve).

dass die Geschwindigkeit des normalen Horizontalfluges meist unterhalb des von Herzog angegebenen Bereiches liegen, nämlich um 50 km/h (vgl. Abb. 4a). Die in Abbildung 4a ebenfalls eingetragenen optischen Messungen von Oehme (1968) bestätigen diese Ergebnisse.

Weitnauer (1956) zeigte aufgrund von Beobachtungen am Überwachungsradar in Kloten, dass die Mauersegler beim Nächtigen lediglich mit Geschwindigkeiten von 15—40 km/h fliegen. Die neuen Messungen mit dem Zielfolgeradar bestätigen diese Ergebnisse, indem sich bei 88 nichtziehenden Vögeln ein Mittelwert der Geschwindigkeit von 23,5 km/h ergibt und die Extremwerte bei 10 bezw. 42 km/h liegen (vgl. Abb. 4b).

Die Bestimmung der Fluggeschwindigkeit ziehender Segler ist am Überwachungsradar kaum realisierbar, da das Gerät keine Zielerkennung ermöglicht. Wir müssen heute annehmen, dass die hohen Geschwindigkeiten einiger geradlinig sich bewegender Leuchtpunkte, die Weitnauer (1956 und 1960) als möglicherweise ziehende Segler interpretierte, eher von ziehenden Limicolen oder anderen

früh im Jahr wegziehenden Vogelarten stammen. Wir konnten in unserem Material keinen Vogel mit Mauersegler-Flugmuster finden, der eine Eigengeschwindigkeit von mehr als 60 km/h hatte. Der Mittelwert der Geschwindig-

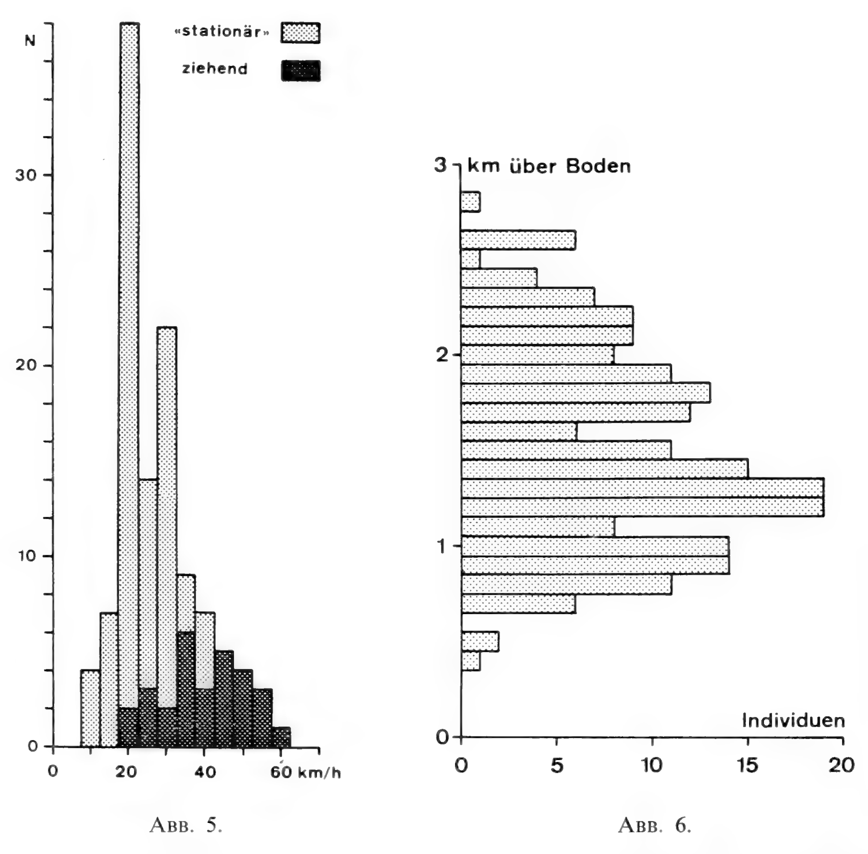


ABB. 5.

Mit Radar gemessene Fluggeschwindigkeiten von Mauerseglern im Nachtflug.

ABB. 6.

Höhenverteilung der Mauersegler im Frühling 1971 und in zwei Nächten im Spätsommer 1970.

keiten von 29 als ziehend betrachteten Mauerseglern liegt bei 40 km/h (vgl. Abb. 4b).

Unsere empirischen Mittelwerte liegen erstaunlich nahe bei den von PENNYCUICK (1969) aufgrund theoretischer Berechnungen ermittelten Optimalgeschwindigkeiten. Es ist zu erwarten, dass die Segler bei ihren Nächtigungsflügen eine möglichst kräftesparende Flugweise anstreben und deshalb die Geschwindigkeit minimaler Leistung (V_{mp} nach PENNYCUICK = 18 km/h) wählen.

Beim Zug ist eine Präferenz für die Geschwindigkeit maximaler Reichweite (V_{mr} nach PENNYCUICK = 32 km/h) zu erwarten. Im Tagflug sind über kurze

Strecken auch Höchstleistungen möglich, die bei horizontalem Flug 100 km/h erreichen können.

Flughöhe

Die mittlere Höhenverteilung der Segler im Frühling 1971 und im Spätsommer 1970 geht aus Abbildung 5 hervor. Die Segler hielten sich stets über den wärmsten Luftschichten auf; an der Untergrenze des beflogenen Luftraumes herrschten im Frühling jeweils Temperaturen zwischen 11° und 18°, an der Obergrenze 2—8°. Die beiden Beobachtungsnächte im Spätsommer ergaben Grenztemperaturen von 17—19° (unten) und 9—10° (oben). Eine Abhängigkeit der Flughöhe von der Höhe der 0°-Grenze war in den vorliegenden Fällen nicht ersichtlich: wir halten es jedoch durchaus für möglich, dass die Segler im Sommer bei sehr hoch liegender 0°-Grenze z.T. grössere Höhen für ihre Nachtflüge aufsuchen als die hier verarbeiteten Beispiele zeigen.

Neues zum Verhalten bei Nachtflügen ohne Zugcharakter

Weitnauer bewies in den eingangs zitierten Arbeiten, dass einjährige Segler von Mitte Mai an bei schönen Wetter jeden Abend aufsteigen und die Nacht in grosser Höhe verbringen. Bei Regen oder starker Abkühlung zogen die gleichen Tiere in horizontalem Flug davon; ihr Aufenthaltsort während der Nacht blieb unbekannt.

Aufgrund der Beobachtungen am Zielfolgeradar können wir hinzufügen, dass wir vom 5. Mai an in jeder Nacht, unabhängig vom Wetter, nichtziehende Segler über der Radarstation feststellen konnten (ziehende bereits vorher).

Einige Beispiele mögen illustrieren, unter welch schlechten Wetterbedingungen Nachtflüge von Mauerseglern in grosser Höhe vorkommen können: In der Nacht vom 7./8 Mai 1971 lag über Frankreich eine sehr langsam westwärts wandernde Luftmassengrenze; um 1945 h regnete es am Beobachtungsort; um 2000 h verschwanden die Regenechos im N und NW vom Radarschirm; eine dichte Wolkendecke, die sich im Laufe der Nacht etwas auflockerte und sukzessive höher stieg, hing nach Radarmessungen herab bis auf 1500 m; einzelne Wolkenbänke befanden sich auf 1000 m über Boden: Zwischen einer solchen Wolkenbank und der Hauptschicht kreiste um 2020 h auf 1300 m Höhe ein Mauersegler. Um 2030 h befand sich die über der Station gemessene Untergrenze der Wolkendecke auf 2200 m; ein Segler kreiste auf 1700 m Höhe. In der Nacht vom 12./13. Mai 1971 stand die Schweiz unter dem Einfluss einer Frontalzone über Frankreich und Deutschland, Aufhellungen wechselten mit Regenschauern; insgesamt wurden 16 Mauersegler (davon einer ziehend) beobachtet. Erwähnenswert sind folgende

Einzelfälle: 2340 h kurzer Regenschauer auf der Station; 2345 Wolkenuntergrenze mit Radar bei 1600 m gemessen; 2338 (also unmittelbar vor Regenbeginn) 1 kreisender Segler auf 1300 m Höhe. 0037 h leichter Regen auf der Station; 0023 und 0043 nichtziehende Mauersegler in Höhen von 1500 bezw. 1000 m.

Zugverhalten

Nachdem bereits am 17. April vereinzelte Mauersegler in der Schweiz eingetroffen waren, häuften sich die Meldungen über Erstbeobachtungen in den letzten Apriltagen und anfangs Mai. Wir bearbeiteten das vorhandene Radarmaterial ab 29. April und stellten nennenswerten Zug fest in den Nächten vom 29./30. April (vor einer Warmfront), 7./8. Mai (Warmfront über Frankreich), 14./15. Mai (von W herannahendes Tief), 15./16. Mai (Warmsektor). Die Ankunft der Hauptmasse der Segler erfolgte in Oltingen/BL am 16. Mai. Es scheint, dass auch die Mauersegler, wie die Mehrheit der Zugvögel über dem Schweizerischen Mittelland (vgl. Bruderer, 1971) die Vorderseite (= Ostseite) von Tiefdruckgebieten, bezw. die Übergangsbegiete zwischen einem Tief und einem Hoch mit günstigen Rückenwinden für den Zug bevorzugen.

Die beiden Beobachtungsnächte aus der Herbstzugperiode 1970 zeigen mit umgekehrtem Vorzeichen dasselbe Bild: In der Nacht vom 28./29. Juli konnten in einer Warmsektorsituation 18 kreisende Segler verfolgt werden. Am Nachmittag des 29. Juli Durchgang einer Kaltfront mit merklicher Abkühlung; am Abend rasche Aufhellung: 12 von 21 Seglern zogen gegen SW. In diesem einen Fall von Herbstzug kam der Zug nach einer Kaltfront, d.h. auf der Rückseite eines Tiefs bezw. der W-Seite eines Hochs in Gang.

Zusammenfassung

- Die automatische Verfolgung von Mauerseglern *(Apus apus)* im Tagflug und von rund 200 Individuen im Nachtflug mit einem Zielfolgeradar ermöglichte die Aufzeichnung von Flügelschlagmustern und Flugwegen.
- Schlagphasenlängen von 1—6 Sekunden, Ruhephasen von 0,5—5 Sekunden und Schlagfrequenzen von 6—8 Hz werden für Nachtflüge von Mauerseglern als charakteristisch betrachtet. Die Fluggeschwindigkeiten liegen in der Nacht bei nichtziehenden Individuen um 23 km/h, bei ziehenden um 40 km/h.
- Es wird gezeigt, dass Mauersegler auch bei schlechtem Wetter in grosser Höhe übernachten können und dass ihr Zug ähnliche Zusammenhänge mit dem Witterungsverlauf zeigt wie der Gesamtzug im Schweizerischen Mittelland.

Summary

— Automatic radar tracking of swifts *(Apus apus)* in day flight and of about 200 individuals in night flight enabled us to record wing beat patterns and flight paths of this species in different moods of flight.
— Beating phases of 1 to 6 seconds, resting phases of 0,5 to 5 seconds and wing beat frequencies of 6 to 8 Hz are considered characteristic for night flights of swifts. Air speeds of non-migrating individuals spread around 23 km/h and those of migrating specimens around 40 km/h.
— The present examples show that swifts may pass the night high up in the air in bad weather too, and that their general pattern of migration depends on the passage of weather systems in a way similar to the one known for the main mass of migration in northern Switzerland.

Résumé

— La poursuite automatique par radar de Martinets noirs *(Apus apus)* en vol diurne et d'environ 200 individus en vol nocturne a permis d'enregistrer leurs battements d'ailes et leurs trajets.
— Les caractéristiques du vol nocturne sont des phases de battements d'ailes de 1 à 6 secondes, des phases de repos de 0,5 à 5 secondes et des fréquences de battement d'ailes de 6 à 8 Hertz. De nuit les vitesses de vol d'individus non migrateurs sont de l'ordre de 23 km/h, et de migrateurs d'environ 40 km/h.
— Les exemples présentés montrent que les Martinets peuvent également passer la nuit en volant par mauvais temps et qu'ils montrent le même comportement migratoire relatif au déroulement des situations météorologiques que l'ensemble des migrateurs sur le Plateau suisse.

LITERATUR

Bruderer, B. 1969. *Zur Registrierung und Interpretation von Echosignaturen an einem 3-cm-Zielverfolgungsradar.* Orn. Beob. 66: 70—88.

— 1971. *Radarbeobachtungen über den Frühlingszug im Schweizerischen Mittelland. (Ein Beitrag zum Problem der Witterungsabhängigkeit des Vogelzugs).* Orn. Beob. 68: 89—158.

— B. Jacquat und U. Brückner. (1972) *Zur Bestimmung von Flügelschlagfrequenzen tag- und nachtziehender Vogelarten mit Radar.* Orn. Beob. 69: 189-206.

Herzog, K. 1968. *Anatomie und Flugbiologie der Vögel.* Fischer, Stuttgart.

OEHME, H. 1968. *Der Flug des Mauerseglers (Apus apus)*. Biol. Zentralblatt 87: 287—311.
PENNYCUICK, C. J. 1969. *The mechanics of bird migration*. Ibis 111: 525-556.
WEITNAUER, E. 1947. *Am Neste des Mauerseglers, Apus a. apus (L.)*. Orn. Beob. 44: 133—182.
— 1949. *Hoch- und Ausweichflüge von einjährigen Mauerseglern bei Einbruch der Dämmerung oder bei Schlechtwetterperioden*. Orn. Beob. 46: 86—89.
— 1952. *Ubernachtet der Mauersegler, Apus apus (L.), in der Luft*? Orn. Beob. 49: 37—44.
— 1954. *Weiterer Beitrag zur Frage des Nächtigens beim Mauersegler, Apus apus*. Orn. Beob. 51: 66—71.
— 1955. *Zur Frage des Nächtigens beim Mauersegler, 4. Beitrag*. Orn. Beob. 52: 38—39.
— 1956. *Zur Frage des Nächtigens beim Mauersegler, 5. Beitrag*. Orn. Beob. 53: 74—79.
— 1960. *Über die Nachtflüge des Mauerseglers, Apus apus*. Orn. Beob. 57: 133—141.

Tome 79, fasc. 4, nº 61: 1201-1332 — Février 1973

Vergleichende Untersuchung zum Ontogenesemodus einheimischer Soriciden *(Crocidura russula, Sorex araneus* und *Neomys fodiens)*

von

Peter VOGEL

Mit 42 Textabbildungen und 10 Tabellen

INHALT

EINLEITUNG

Die verschiedenen Ontogenesetypen der Eutherien vom Nesthocker bis zum extremen Nestflüchter hat PORTMANN (1938) klar als evolutives Problem erkannt. Die Nesthocker der Placentalia stellen den primären Typus dar, die Nestflüchter den abgeleiteten sekundären Typus. Als Kriterium für die Grenze zwischen diesen Typen gilt der Sachverhalt, ob die Jungen mit geschlossenen oder offenen Augen zur Welt kommen. Innerhalb der beiden Gruppen zeigt sich ein breites Spektrum von unterschiedlichen Geburtssituationen, wobei die zunehmende Geburtsreife Ausdruck eines allgemeinen Evolutionstrends ist. Als typische Vertreter der Nesthocker wurden bisher hauptsächlich Nager untersucht. Insbesondere eignen sich die vielen Laboratoriumstiere dieser Gruppe gut als Untersuchungsobjekte, um so mehr als auch Nestflüchter aus der gleichen Verwandtschaft zum Vergleich herangezogen werden können (MARTIN, 1962 und DIETERLEN, 1963). Die ursprünglichsten Vertreter der Eutherien, die Insektivoren, sind dagegen bisher kaum berücksichtigt worden, obwohl gerade ihnen wegen ihrer basalen Stellung grösste Bedeutung zukommt. So konnte z.B. WIRZ (1950) an Hand von vergleichenden Cerebralisationsstudien zeigen, dass die rangniedrigsten Plazentalia zu den Insektenfressern gehören, und STEHPAN (1967) prägte für diese Vertreter den Begriff der „Basalen Insektivoren", bei denen alle nichtolfaktorischen Hirn-

strukturen die geringste Grösse aufweisen. Eine genaue Überprüfung des Entwicklungsgeschehens bei Vertretern dieser Gruppe drängt sich deshalb auf; denn es besteht die Möglichkeit, dass sich bei diesen archaischen Formen Zustände vorfinden, die eine bessere Beurteilung des Eutheria-Nesthockertypus und seiner Phylogenese erlauben.

Bei der Wahl der Untersuchungsobjekte wurde besonders auf die Tragdauer geachtet, da sie in direktem Zusammenhang mit dem Ontogenesemodus steht. Sie ist einerseits abhängig vom Geburtszustand, anderseits von der Entwicklungsgeschwindigkeit, wenn vom Phänomen der Keimruhe abgesehen wird. Dass die Entwicklungsgeschwindigkeit ebenfalls evolutiven Modifikationen unterworfen ist, haben Martin und Portmann gezeigt. Martin (1962) postulierte eine hypothetische ursprüngliche Tragzeit von ca. 30 Tagen für Nesthocker, die einerseits durch Entwicklungsbeschleunigung gestaucht werden kann wie beim Hamster (auf 16 Tage), andererseits aber auch durch Verlangsamung eine Dehnung erfahren kann wie z.B. beim Meerschweinchen (Nesthockerzustand bei 38 Tagen). Portmann (1965) hat nun darauf hingewiesen, dass bereits bei Insektivoren verschieden lange Tragzeiten verwirklicht sind, die von der „archaischen Norm" abweichen.

Unter den Insektivoren scheint die Familie der Soriciden für eine derartige Untersuchung am besten geeignet, da sie alle gestellten Bedingungen erfüllt: Es handelt sich um eine archaische Gruppe mit besonders tiefen Hirnindices. Alle Vertreter sind homoiotherm (Eisentraut, 1956), was eine von der Umgebungstemperatur unabhängige Entwicklung garantiert, zudem sind innerhalb dieser Familie verschiedene Tragzeiten realisiert. Ferner stellen die Spitzmäuse die weitaus artenreichste und zugleich weitverbreitetste Insektivorengruppe dar, was natürlich die Materialbeschaffung wesentlich erleichtert.

Als Vergleichsobjekte wählte ich die häufigsten Vertreter der drei einheimischen Gattungen: *Crocidura russula* Hermann, 1870 (Hausspitzmaus), *Sorex araneus* Linné, 1758 (Waldspitzmaus) [1] und *Neomys fodiens* Pennant, 1771 (Wasserspitzmaus). Diese Arten sind auch deshalb besonders geeignet, weil auf die Erfahrungen verschiedener Autoren zurückgegriffen werden kann (Dehnel, 1951; Buttler, 1953; Frank, 1953, 1954 und Crowcroft, 1957).

Die notwendige Haltung und Zucht zur Materialbeschaffung bot zusätzlich die Gelegenheit, viele Daten zur Fortpflanzungsbiologie zu sammeln, die in einer separaten Publikation mitgeteilt werden (Vogel, 1972). Alle Angaben, welche die Haltungs- und Zuchtbedingungen betreffen, sind in jener Arbeit enthalten. Einzig die Befunde zur Tragdauer der Soriciden müssen hier nochmals zusammengefasst werden, da sie die wichtigste Voraussetzung zum Verständnis

[1] Eine Artdetermination auf Grund der Chromosomen wurde nicht vorgenommen; möglicherweise enthielt die Zucht auch Tiere der Zwillingsart *Sorex gemellus* (Ott, 1968).

der Jugendentwicklung darstellen. Die häufigste Normaltragzeit bei *Crocidura russula* betrug in unserer Zucht 30 Tage (normale Variationsbreite 28—33 Tage). Bei *Neomys fodiens* konnte eine exakte Tragzeit von 20 Tagen festgestellt werden. Diese stimmt demnach mit der von Dehnel (1951) bei *Sorex araneus* bestimmten Tragzeit genau überein. Ein Vergleich mit anderen untersuchten Spitzmausarten berechtigt zur Annahme, dass die Tragdauer ein Charakteristikum der Unterfamilien darstellt: Die *Crocidurinae* sind durch Tragzeiten von ca. 30 Tagen, die *Soricinae* durch solche von ungefähr 20 Tagen gekennzeichnet, eine Hypothese, die unter Berücksichtigung weiterer Indizien in der vorliegenden Arbeit ebenfalls überprüft werden soll.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. D[r]. A. Portmann, danke ich herzlich für die Förderung meiner Arbeit durch stetes Interesse, reiche Anteilnahme und wertvolle Kritik. Dank gebührt auch meiner lieben Frau, die mir während der ganzen Arbeit unermüdlich und tatkräftig zur Seite stand.

I. DIE NORMOGENESE VON *CROCIDURA RUSSULA*, *SOREX ARANEUS* UND *NEOMYS FODIENS* VOM 21. ONTOGENESETAG BIS ZUR SELBSTÄNDIGKEIT

1. Problemstellung

Da ausführliche Beschreibungen zur Spitzmausentwicklung fehlen, soll vorerst die Entwicklung der äusserlichen Merkmale überprüft und rein deskriptiv als Teil einer künftigen Normentafel dargestellt werden. Dabei kann nur die Periode vom 21. bis zum 50. Ontogenesetag berücksichtigt werden, da es bisher nicht glückte, datierte Wald- und Wasserspitzmausembryonen im notwendigen Umfang zu gewinnen. Die obere Grenze wird durch das Erreichen der Selbständigkeit gegeben. Im selben Zeitpunkt tritt auch eine sehr starke Verlangsamung im Körperwachstum ein, so dass das Ende der Nestlingszeit mit dem Abschluss der Jugendentwicklung gleichgesetzt werden kann. Vor dem Eintreten der Geschlechtsreife tritt allerdings nochmals ein Wachstumsschub auf, der jedoch nicht mehr zur eigentlichen Jugendentwicklung gerechnet werden darf.

Die Variationsbreite, die für gewisse Merkmale beträchtlich ist, wird in dieser Darstellung nicht berücksichtigt; für die entscheidenden Entwicklungsvorgänge wird sie ausführlich im II. Kapitel diskutiert. Bemerkungen zum Verhalten der Tiere beruhen auf zufälligen Beobachtungen. Es wurde nicht versucht, die Verhaltensentwicklung systematisch zu studieren, obschon sie ebenfalls Bestandteil der Ontogenese ist. Dieser Aspekt ist jedoch bereits in einigen Arbeiten berücksichtigt worden, so für *Sorex araneus* von Crowcroft (1957) und Zippelius (1958), für *Crocidura leucodon* von Frank (1954) und zusammenfassend

von HERTER (1957). Einige meiner Beobachtungen stimmen mit der zitierten Literatur überein, wenige weichen, wahrscheinlich im Rahmen der normalen Variabilität, etwas davon ab.

Die Messwerte wurden am Schluss dieses Kapitels tabellarisch zusammengestellt. Diese Tabellen sind zum Vergleich durch Daten einiger adulter Tiere ergänzt. Da für die Hausspitzmäuse ein grösseres Material zur Verfügung stand, konnte auch eine Anzahl Tiere der Altersklasse „young-adult" (DEHNEL, 1949) vermessen werden, die zeigen, dass Gewicht und Körpergrösse erst spät den Adultwert erreichen. Diesem späteren Wachstumsverlauf, der eine saisonale Abhängigkeit zeigt, wurden in letzter Zeit viele Arbeiten gewidmet, vor allem in Polen unter DEHNEL und später unter PUCEK (ausführliche Literaturangaben bei PUCEK, 1964); er wurde deshalb nicht berücksichtigt.

Mit Hilfe dieser deskriptiven Zusammenstellung sollte es möglich sein, gefundene Würfe der verschiedenen Arten altersmässig auf ± 1 Tag genau zu datieren. Als Beispiel seien die Daten von BUTTLER (1953) neu interpretiert. Seine von Hand aufgezogenen jungen Hausspitzmäuse wurden beim Fund vom Autor auf den 4. Tag datiert, wobei sie nur 1,7—2,0 g wogen, jedoch bereits die Augen geöffnet hatten. Nach 4 Tagen Gefangenschaft wogen sie 6 g, am 5. Gefangenschaftstag, d.h. im Alter von ca. 10 Tagen, nahmen sie erste Beikost auf. — Der Zeitpunkt des Augenöffnens und die erste selbständige Nahrungsaufnahme zeigen, dass der Wurf beim Auffinden bereits ca. 10 Tage alt gewesen sein muss. Die Jungen waren zu diesem Zeitpunkt auf Grund ihres Gewichtes extrem unterernährt, möglicherweise sogar seit 2—3 Tagen ohne Nahrung. Die enorme Gewichtszunahme in den ersten 4 Tagen, für die normale Tiere eine Zeitspanne von 9 Tagen benötigen, ist ein weiteres Indiz für diese neue Deutung.

2. Material und Technik

Zur Beobachtung und Vermessung standen 12 Würfe von *Sorex araneus*, 8 Würfe von *Neomys fodiens* und 86 Würfe von *Crocidura russula* zur Verfügung, dazu von 5 Weibchen datierte Embryonen der letztgenannten Art zwischen dem 20. und 30. Ontogenesetag. Von den besonders empfindlichen *Soricinae* sind allerdings nicht alle Würfe aufgezogen worden. Ein Teil der Jungen wurde fixiert, so dass mit wenigen Ausnahmen der späteren Entwicklungsphase eine lückenlose Serie konservierter Jugendstadien jedes Entwicklungstages bis zur Selbständigkeit der Jungen ausgewertet werden konnte. Dieses Vorgehen verunmöglichte jedoch, vom gleichen Tier durchgehende Messreihen zu erhalten. Deshalb wurden die Messungen nicht systematisch durchgeführt, sondern stichprobenhaft aus der gesamten Bevölkerung, wobei für *Crocidura* in vielen Fällen nur ein Junges pro Wurf vermessen wurde. Jeder Messung wurde eine kurze Beschreibung beigefügt, die zusammen mit den fixierten Stadien die Grundlage zum deskriptiven und vergleichenden Kapitel bilden.

Die Messtechnik entspricht der Anleitung von Gaffrey (1961). Wenn Tiere durch starke Bewegung das Messen erschwerten, verwendete ich den Durchschnitt zweier Messungen. Dies trifft besonders häufig für die Körperlänge (= Kopf-Rumpflänge) zu, welche die grössten Messfehler enthält. Für die Gewichtsmessung kleiner Tiere wurde eine Analysenwaage (Mettler, Typ H 15) verwendet, die eine Ablesung auf 0,1 mg gestattet, für die älteren Tiere eine Waage, die bei einer Grammskala eine Schätzung auf ± 0,1 g erlaubte (Mettler K 5 T). Die adulten Tiere wurden alle in der gleichen Woche vermessen. Gewichtsmaxima und -minima, die im Verlaufe der Arbeit beobachtet wurden, sind darum nicht berücksichtigt worden.

Einzelne Durchschnittswerte, besonders jene der älteren Hausspitzmäuse sind insofern negativ beeinflusst, als einige unterernährte Würfe wegen ihrer Auffälligkeit häufiger vermessen wurden, als ihrer Ausnahmestellung gebührt. Dieser Tatsache wurde in der Darstellung der Kurven Rechnung getragen. Pathologische Fälle, die ohne mein Eingreifen nicht überlebt hätten, wurden zwar als Minimalwerte aufgeführt, für die Durchschnittsberechnung jedoch nicht berücksichtigt. Umgekehrt liegen die Gewichtswerte der *Soricinae* gegenüber Wildtieren möglicherweise etwas zu hoch, da sich durch die sukzessive Verminderung der Jugenzahl das Nahrungsangebot stets zu Gunsten der verbleibenden Jungen verbesserte. Dies scheint besonders für einige Wasserspitzmäuse zuzutreffen, die gegen das Ende der Jugendentwicklung ansehnliches subcutanes Fett aufwiesen.

3. Die Entwicklung von Crocidura russula (Abb. 1, 2, 3, 6; Tab. 1)

C. r. 20. Embryonaltag

Körperform: Der Kopf, von den Embryonalhüllen befreit, ist noch stark brustwärts gerichtet. Nackenbeuge und Scheitelhöcker sind noch deutlich vorhanden. Die Schnauze ist in diesem Stadium auffallend stark zur Stirn abgewinkelt (ca. 130 °). Dem Schwanz fehlt eine typische Schwanzfadenbildung; im Gegensatz dazu ist sie bei *Neomys-Embryonen* stets vorhanden. Der physiologische Nabelbruch ist noch vorhanden.

Integument: Die Haut zeigt in diesem Stadium auch bei fixierten Tieren weder Falten noch Runzeln. Sinushaare: Die Schnurrhaaranlagen der Schnauze treten stark hervor in ca. 10 bestimmbaren Längsreihen, oder ca. 8 Diagonalreihen, die lippenwärts immer undeutlicher werden und auch nasenwärts nicht genau abzugrenzen sind. Zwischen diesen Sinushaaranlagen sind bereits Anlagen von Körperhaaren sichtbar. Auch die übrigen Sinushaaranlagen sind deutlich vorhanden: Auf der Wange eine Gruppe von 2 Haaren, die typisch ist für *Crocidura*, jedoch *Sorex* und *Neomys* völlig fehlt. Ob diese als *Pili zygomatici* oder *Pili angulares* anzusprechen sind, ist auf Grund ihrer intermediären Lage nicht eindeutig zu entscheiden. Am Unterkiefer sind die Anlagen von 4, seltener 3 *Pili*

labiales inferiores deutlich ausgebildet. Ein den Muriden typischer Colliculus piliferus submentalis fehlt den Soriciden. Der *Coll. pilif. ulnaris* ist vorhanden. Haaranlagen der Körperhaare erstrecken sich über den ganzen Rumpf, den Schwanz und z.T. bis auf den Kopf. Auf den Wangen sind wenig Haaranlagen vorhanden, auf Stirn und Scheitel fehlen sie noch, ebenso auf dem distalen Teil der Extremitäten.

Augen: Die fetale Augenspalte ist von aussen nicht mehr erkennbar, nur am Pupillenrand ist an ihrer Stelle eine kleine unpigmentierte Kerbe festzustellen. Der Bullbus ist sehr gross und besitzt ein sehr starkes dunkles Pigmentepithel, das bereits am 13. ET sichtbar wird. Anfänge der zukünftigen Lidverwachsung lassen sich nicht feststellen.

Ohr: Die primitive Scapha ist schräg abstehend nach vorn gerichtet, erreicht jedoch mit ihrem rostralen Rand die vordere Begrenzung der Fossa angularis noch nicht. Auf der Innenseite der Ohrmuschel sind bereits die beiden spitzmaustypischen Hautfalten deutlich ausgebildet. Die obere entspricht der *Plica principalis*, die untere wird durch das *Posteron 6* des Ohrknorpels gebildet (Boas, 1934). Der Meatus acusticus externus ist nach aussen geöffnet. Seine Wände sind jedoch kollabiert, so dass im histologischen Schnittpräparat nur noch teilweise ein reeller Spalt sichtbar ist.

Äussere Genitalien: Der Phallus liegt der Schwanzwurzel eng an. Eine Glans ist nicht abgrenzbar.

Extremitäten: Die Hand wird bereits in Pronationsstellung gehalten. Die Finger sind bis zur Hälfte noch durch eine feine „Schwimmhaut" verbunden. Das Nagelglied ist fein angedeutet. Auf der Palma manus sind die späteren Carpaltuberkel deutlich angelegt. Die Hinterextremitäten sind weniger weit entwickelt, der Fuss im Fersengelenk noch nicht abgewinkelt. Die Zehen sind noch zu 2/3 verwachsen; zudem sind sie viel breiter und unförmiger als die Finger. Auf der Planta pedis fehlen noch sämtliche Andeutungen der Tarsaltuberkel.

C. r. 22 ET

Allgemeines: Die Nackenbeuge und der Scheitelhöcker sind weniger stark ausgeprägt. Der Kopf hat sich mehr von der Brust abgehoben, steht aber immer noch spitzwinklig dazu. Der Rumpf übertrifft den Kopf jetzt stärker an Grösse. Der Schwanz ist nun deutlich länger als die Hinterextremitäten. Bei 2 Embryonen ist der physiologische Nabelbruch nur noch klein, bei den andern ist er ganz zurückgebildet.

Integument: Die Haut liegt noch immer straff dem Körper an. Sinushaare: Die Schnurrhaarpapillen haben sich vergrössert, im Zentrum erscheint ein heller Punkt, die zukünftige Haarspitze. Die Colliculi piliferi haben sich nicht verändert. Die Haaranlagen der Körperhaare haben sich stark vermehrt. Der Kopf ist nun

überall mit Haaranlagen besetzt, einzig der distale Teil der Extremitäten ist noch frei davon.

Augen: Die Lidverwachsung ist bei allen Tieren in vollem Gange. Innerhalb des gleichen Wurfes gibt es alle Übergänge zu 1/3 bis gänzlich verschlossenen Augenlidern. Was DIETERLEN (1963) für Acomys festgestellt hat, gilt auch für Crocidura: Das Unterlid wächst schneller oder früher vor, so dass die Nahtstelle an den oberen Rand der Pupille zu liegen kommt.

Ohr: Die primitive Scapha hat sich etwas vergrössert, die basale Falte (Posteron 6) hat nun den vorderen Rand der Fossa angularis beinahe erreicht und überdeckt den Porus acusticus externus. Soweit sie der Fossa aufliegt, ist sie mit ihr verwachsen.

Nase: Die Nasenlöcher sind durch einen Gewebepropf verschlossen. Auf dem Rhinarium können die ersten Pigmentzellen bei Lupenvergrösserung festgestellt werden.

Mund: 2/3 der Mundspalte sind sekundär verwachsen. Die Zungenspitze ragt bei allen Tieren heraus.

Äussere Genitalien: Der Phallus ragt noch weit vor und ist noch caudal abgebogen. Die Glans ist deutlich ausgebildet.

Extremitäten: Die Finger sind bis zur Basis getrennt, die Nagelglieder sind deutlich abgesetzt. Die Handschwielen sind ausgebildet. Die Fussschwielen sind erst ganz schwach, die Nagelglieder der Zehen nur angedeutet. Die Ferse ist deutlich abgewinkelt.

C. r. 25. ET

Körperform: Die Gestalt hat sich auffällig gewandelt: Der Kopf steht beim fixierten Tier beinahe rechtwinklig zur Brust ab, die Nackenbeuge ist verschwunden. Der Embryo hat sich gestreckt.

Integument: Am ganzen Körper sind quer zur Achse kleine Furchen und Falten aufgetreten. Diese werden zwar vorerst nur duch die Fixation hervorgerufen, sie sind am frischen Embryo nicht sichtbar; das zeigt aber, dass in der Hautstruktur doch starke Veränderungen vorgegangen sind. Sinushaare: Die ersten Schnurrhaare sind durchgebrochen, die längsten betragen 3/4 mm, die Zahl der Haare variiert auf einer Seite zwischen 12—17. Es ist anzunehmen, dass bereits am Vortag die ersten Haare herausgewachsen sind. Die Haarfollikel der Körperhaare stehen nun viel dichter als im vorigen Stadium.

Augen: Bei allen Tieren ist der Augenverschluss vollständig. Das Pigment schimmert durch die Haut.

Ohr: Die primitive Scapha liegt jetzt stärker dem Kopf an, sie ist jedoch nicht verwachsen. Dafür hat sich die basale Falte direkt über die Fossa angularis

gelegt, so dass trotzdem ein äusserer Verschluss durch einen Teil der Scapha zustande kommt.

Mund: Die Mundverwachsung scheint nun ausgedehnter, weil der Unterkiefer stärker gewachsen ist. Die Zungenspitze ragt deshalb nicht mehr heraus.

Äussere Genitalien: Der Phallus ist zwischen den Geschlechtswülsten eingesenkt, nur noch ein kleiner Teil der Glans ragt aus der Haut.

Extremitäten: Finger und Zehen sind bis fast zum Nagelglied sekundär verwachsen. Das Endglied mit den jetzt grossen Zehenballen ist jedoch in diese Verwachsung nicht einbezogen. Die Nagelanlagen sind stark abgesetzt und oberseits glänzend, was auf einen hauchdünnen Hornanteil schliessen lässt. Das Nagelglied der zweiten Zehe (Hinterfuss) ist bei allen Tieren apikal abgestumpft, die Ränder laufen parallel statt konisch zugespitzt. Diese Ausbildung ist typisch für *Crocidura russula* und konnte an den untersuchten Soricinae nicht festgestellt werden. Bei den adulten Hausspitzmäusen fällt dieser etwas anders geartete zweite Zehennagel weniger auf als bei den Jugendstadien. Möglicherweise handelt es sich hier um eine „Putzkralle", welche phylogenetisch erst im Entstehen ist. Die vier interdigitalen Ballen der Planta pedis sind zwar noch klein, jedoch vollzählig, die beiden tarsalen Ballen sind am wenigsten deutlich. Der Fuss ist jetzt im Talokruralgelenk stärker abgewinkelt.

C. r. 28. ET

Körperform: Die Proportionen entsprechen denen des Neonatus; der Kopf ist jedoch immer noch schwach spitzwinklig zur Brust geneigt.

Integument: Die Haut ist noch „loser" geworden. In der Halsgegend zeigen sich am Lebenden tiefe Falten, und besonders die Körperseiten sind stark gefurcht; dazwischen hat es überall feine Runzeln. Sinushaare: Auf jeder Seite sind etwa 25—30 Schnurrhaare durchgebrochen, die längsten messen 1½ mm. Von den 4 Pili labiales inferiores sind bei einem Tier 2, bei einem 3 und beim dritten alle 4 Haare durchgestossen. Die beiden bukkalen Sinushaare und das Haar des Colliculus piliferus ulnaris sind nun sichtbar. Bei einem der Tiere sind die ersten Körperhaare am Schwanz ausgewachsen, welche die typischen Wimpern der Weisszahnspitzmäuse ergeben.

Ohr: Die primitive Scapha ist noch enger dem Kopf anliegend, jedoch nicht wie bei den Muriden verwachsen.

Mund: Die Lippenverwachsung ist unverändert.

Äussere Genitalien: Der Phallus ist nicht mehr sichtbar, die Bauchhaut bildet an dieser Stelle einen flachen Wulst.

Extremitäten: Die Zehennägel sind verhornt und darum deutlich abgegrenzt. Sie überragen das Nagelbett noch nicht.

C. r. 30 ET

Sehr ähnlich dem folgenden Stadium.

C. r. Neonatus (1. PT == 31. OT)

Allgemeines: Die Haut ist am lebenden Tier rosa bis hellrot, viel heller als bei *Sorex* oder *Neomys.* Nur die dicken Schnauzenwülste sind blutrot. Bei grossen Individuen ist der Rücken oft leicht pigmentiert, das Rosa erscheint dadurch abgestumpft. Die Haut ist etwas transparent, verschiedene Gefässe schimmern durch, und auf der rechten Körperseite ist die Leber, auf der linken Seite der mit Milch gefüllte Magen erkennbar. Der Körper des fixierten Tieres ist gestreckt, die Rückenlinie verläuft in der Schultergegend konkav. Der Kopf bildet zur Brust einen stumpfen Winkel. Der Schwanz wird bevorzugt zwischen den Extremitäten zum Bauch gelegt. Ein verkrustetes Restchen der Nabelschnur ist nach der Geburt noch mehrere Tage zu sehen. Es wird nicht zu einem einheitlichen Zeitpunkt abgeworfen.

Integument: Die Falten-, Furchen- und Runzelstrukturen haben sich verstärkt; sie sind jetzt auch am lebenden Tier deutlich, wenn auch schwächer als am fixierten. Die Sinushaare sind gewachsen, die längsten Schurrhaare messen 3½ mm, die Bukkalhaare bis 2 mm und von den 3—4 Pili labiales inferiores misst das längste 2 mm. Die feinen Haare entlang der Unterlippe haben zugenommen. Es liegt nahe, dass sie als Spürhaare eine unterstützende Funktion im Zusammenhang mit dem Zitzensuchen haben. Neu sind Körperhaare zwischen den Schnauzenvibrissen aufgetreten. Auf dem Scheitel und Rücken stehen nun überall weit zerstreut die ersten „Wimperhaare". Die Wimperhaare des Schwanzes messen bereits ca. 1 mm und fallen auch dem unbewaffneten Auge auf. Sämtliche Haare sind unpigmentiert. Die Seitendrüse, die an den Embryonen knapp erkennbar war, ist nicht mehr zu identifizieren.

Augen: Die Augen sind fest geschlossen, die Verwachsungslinie der Lidränder liegt beim lebenden Tier etwas vertieft, beim fixierten zieht sich die Nahtstelle durch die Schrumpfung noch stärker ein. *Ohr:* Der Meatus acusticus externus ist durch die basale Hautfalte (Posteron 6) verschlossen, die primitive Scapha steht jedoch etwas nach vorn gedreht seitlich ab. *Nase:* Die Pigmentation hat zugenommen, ist aber auf das Rhinarium beschränkt. *Mund:* Die Lippenlänge vom Mundwinkel zur Lippenspitze am Unterkiefer beträgt ca. 4 mm. Davon sind 2½—3 mm mit der Oberlippe verwachsen, der vordere Teil bleibt frei.

Äussere Genitalien: Die Genitalregion ist wieder flach geworden, die äusseren Geschlechtsorgane haben sich ganz unter die Bauchdecke verlagert, so dass in diesem Stadium After und Urogenitalöffnung gemeinsam nach aussen münden.

Die *Extremitäten* werden mit angewinkelten Gelenken seitlich vom Körper

gehalten. Die Zehen sind nach wie vor verwachsen, die Endballe bleibt frei. Die Nägel überragen deutlich das Nagelbett.

Verhalten: Die neugeborenen Hausspitzmäuse sind viel beweglicher als die neonaten Waldspitzmäuse. Mit Hilfe der Vorderextremitäten vermögen sie sich auf flacher Unterlage fortzubewegen. Dabei wird eine bilaterale Haltung eingenommen. Die Hinterbeine dienen lediglich als Stabilisatoren. Bei Ermüdung verlieren die Tiere jedoch das Gleichgewicht und kippen auf die Seite. Der Schwanz wird ausschliesslich unter den Bauch geschlagen, was noch der Embryonalhaltung entspricht. Der Kopf pendelt oft hin und her, wobei es sich wohl um Orientierungsversuche handelt. Ausserdem werden hohe, nicht sehr starke „si - si - si - si -" Laute abgegeben, sobald die Neugeborenen aus dem warmen, vertrauten Nest herausgeholt werden. Dabei wird der Mund soweit als möglich geöffnet und die seitliche Lippenverwachsung stark gedehnt.

C. r. 2. PT

Allgemeines: Die Haut ist pigmentreicher geworden, bei den grösseren Tieren mit deutlichem Grauanflug, wobei die Rosatönung noch überwiegt. Sie ist jetzt weniger durchsichtig. Die Ohrmuschelfalte steht nun rechtwinklig ab, so dass bei Seitenansicht die beiden Hautfalten deutlich sichtbar sind.

Integument: Das längste Sinushaar der Oberlippe misst bis 4 mm, das der Unterlippe ca. 1½ mm, das der Wange ca. 2 mm. Vereinzelte Wimperhaare sind nun auch auf dem Bauch zu finden. Die Spürhaare entlang den Lippenrändern haben zugenommen. Auf dem Mittelfinger sind an der Nagelbasis zwei erste Haare aufgetreten. Alle Haare sind noch unpigmentiert.

Extremitäten: Das Tier krabbelt noch immer nur mit den Vorderextremitäten, die Hinterbeine werden für die Balance benutzt und wenn nötig seitlich abgespreizt. Die Zehen sind noch verwachsen. Auf der Hand- und Fussunterseite treten die Hautschuppen reliefartig vor.

Verhalten: Die Jungen versuchen bereits, bei der dargebotenen Hand unter die Finger zu kriechen („Spaltenbohren" und Wärmeschutz). Der Kopf kann senkrecht aufgerichtet werden. Der Schwanz wird jetzt oft seitlich neben dem Körper nach vorn gestreckt.

C. r. 3. PT

Allgemeines: Die Pigmentierung auf dem Rücken hat zugenommen, bei den etwas „schnelleren" Tieren dominiert bereits der Grauton über das Rosa. Der Bauch ist bei allen weiterhin rosa, jedoch nicht mehr transparent. Der Rumpf ist fein runzelig, am Übergang zu den Extremitäten und am Hals faltig lose (Bewegungsfalten). Augen-, Ohr- und Lippenverschluss sind unverändert.

Integument: Die Sinushaare der Oberlippe sind bis 5 mm lang, Unterlippen- und Bukkalhaare messen bis 2½ mm. Das Ulnarhaar ist kurz, nur ca. 0,7 mm lang. Am Kinn und zwischen den Schnurrhaaren stehen schon sehr dicht feine, unpigmentierte Spürhaare. Die Wimperhaare auf Rücken und Bauch stehen weit zerstreut. Auf Hand- und Fussrücken spriessen die ersten Haare, die, obwohl sie noch sehr kurz sind, schon ein starkes Pigment aufweisen. Am Schwanz stossen nun ebenfalls, vorerst auf der Ventralseite, die ersten Haare durch, von distal nach proximal, wobei allerdings die äusserste Spitze im Gegensatz zu *Sorex* vorläufig haarfrei bleibt. Die Haare des Schwanzes und der Extremitäten können je einer Hautschuppe zugeordnet werden, die Schuppen treten jedoch erst zu einem späteren Zeitpunkt deutlich hervor. *Extremitäten:* Die Zehen sind bei den meisten Tieren noch vollständig verwachsen, einzig der V. Strahl beginnt als erster sich etwas abzuspreizen und distal abzutrennen.

Verhalten: Die Tiere können sich rasch vom Rücken auf den Bauch wenden. Auf der flachen Waagschale kriechen sie nie über die Kante hinaus. Stimme: die gereihten Laute der Verlassenheit sind lauter und eindringlicher geworden, obwohl die gleiche Tonhöhe beibehalten wurde. Die Rufe sind auf mehrere Meter Distanz gut hörbar.

C. r. 4. PT

Allgemeines: Die Rückenfarbe ist grau, der Schnurrhaarwulst und der Bauch der Tiere sind dagegen noch auffällig rosa. Augen- und Ohrverschluss sind noch vollständig, die Ohrmuschel ist jedoch zurückgeklappt. Die Lippenverwachsung ist bei allen Tieren deutlich etwas gelöst, jedoch nirgends vollständig.

Integument: Die Schnurrhaare messen 5—6 mm. Die Wimperhaare sind weiterhin unpigmentiert. Die Basen der Haare der Schnauzenwülste sind stark pigmentiert. Die Extremitätenbehaarung erstreckt sich dorsal nun auch auf die Finger, ventral bis zu den Sohlenballen. Die Behaarung der Hinterextremitäten liegt deutlich um einen halben Tag in der Entwicklung zurück. Der Schwanz ist nebst den Wimperhaaren nun vollständig von feinsten, ca. 0,2 mm langen Härchen bedeckt. *Extremitäten:* Die Abtrennung des V. Strahles hat bei allen Tieren begonnen.

Verhalten: Die Hinterextremitäten sind so erstarkt, dass die Tiere für kurze Zeit den Körper von der Unterlage abheben können. Die ersten Fluchtreaktionen treten auf: Die Tiere laufen in gerader Richtung weg, wobei sie ohne Beachtung über den Rand der Waagschale hinaus kriechen und herunterfallen. Vor Hindernissen wird gewendet oder rückwärts ausgewichen. Häufig wird das von FRANK (1954) beschriebene „Spaltenbohren“ beobachtet.

C. r. 5. PT

Allgemeines: Die Dorsalseite von Kopf, Rumpf, Extremitäten und Schwanz sind jetzt hellgrau, jedoch noch ohne braune Tönung, die Bauchhaut ist noch

immer blassrosa. Die Scapha, nun noch weiter zurückgeklappt, ist fleischig dick und unbehaart. *Mund:* in vielen Fällen ist die Verwachsung der Lippen gelöst, manchmal ist im Mundwinkel noch ein feines Häutchen vorhanden, im Maximum beträgt die Verwachsungsnaht noch 2 mm.

Integument: Die längsten Sinushaare der Oberlippe messen 5—6 mm, die Wangen- und Unterlippenhaare sind bis zu 3 mm lang, das Haar des Coll. pil. ulnaris hat eine Länge von ca. 1½ mm. Die Wimperhaare des Schwanzes messen bis 2½ mm, die des Rückens höchstens 2 mm. Die Schwanz- und Extremitätenbehaarung sprosst jetzt kräftig, pro Hautschuppe jedoch vorerst immer nur ein Haar. Einzig an den Vorderextremitäten sind einige Sekundärhaare zu finden. Auf dem Scheitel sprosst der erste feine Pelz, was zur Folge hat, dass an dieser Stelle ganze Hautfetzchen durch die Haarspitzen losgelöst und abgestossen werden. Dieser „Häutungsprozess“ geht dem eigentlichen Pelzdurchbruch als sicheres Kennzeichen unmittelbar voraus. *Extremitäten:* Die Schwielen der Palma und Planta sind deutlich bräunlich pigmentiert. Die Zehenverwachsung wird schrittweise reduziert, der erste und der letzte Strahl sind teilweise abgetrennt. Die mittleren sind noch ganz verwachsen.

Verhalten: Behendes Gehen mit von der Unterlage abgehobenem Bauch wird entwickelt. Eine neue Ausdrucksform ist inzwischen herangereift: neben dem ursprünglichen Laut der Verlassenheit kommt bei sehr grosser Ängstlichkeit ein heiserer Ton dazu, so dass die Stimme am besten mit „sri - sri - sri -“ wiedergegeben wird. Von FRANK (1954) wird dieser Ruf bei jungen Feldspitzmäusen als „Schnärpsen“ bezeichnet.

C. r. 6. PT

Allgemeines: Die Tiere sind in der Farbe noch dunkler geworden. Augen und Ohren sind verschlossen. Beim grössten Teil der Tiere ist die Mundverwachsung vollständig gelöst.

Integument: Die Schnurrhaare messen 6—7 mm. Sie sind an der Basis pigmentiert; ebenso ist die Basis der dorsalen Wimperhaare braun. Die Ohrmuschel ist noch unbehaart. Auf dem Dorsum manis und pedis sind die Schuppen wegen ihrer braunen Pigmentierung deutlich sichtbar geworden, meistens ist das Primärhaar bereits von 2 Sekundärhaaren begleitet. Anders verhält es sich beim Schwanz, wo die kaum pigmentierten und daher nur undeutlich erkennbaren Schuppen erst das Primärhaar tragen. Auf der Dorsalseite des Kopfes und des Rückens sprosst jetzt ein Teppich feiner Haare wie Samt aus der Haut. Die schon am Vortag festgestellte Häutung, die dem Prozess vorangeht, ist nun oft auf dem Rücken festzustellen und wandert fortschreitend caudalwärts. *Extremitäten:* Die Zehentrennung ist bei der Mehrzahl der Tiere bis zu einem Drittel vollzogen. Die 1. und 5. Zehe sind oft schon ganz abgetrennt. Die grossen Schuppen der

Palma und Planta sind jetzt deutlich blassbraun pigmentiert. *Verhalten:* Rufe und Bewegungsart sind gleich wie am Vortag. Ausnahmsweise konnte bei einem Wurf die erste Karawanenbildung beobachtet werden.

C. r. 7. PT

Allgemeines: Die Rückenfarbe ist grau, der Bauch meist noch grau-rosa. Die Augen sind noch verschlossen. Die fleischige Ohrmuschel ist ganz zurückgeklappt und nach hinten anliegend. Die beiden Falten der Scapha lösen sich voneinander, ohne jedoch den äusseren Gehörgang frei zu geben. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare messen bis 7 mm. Auf dem Rand der Scapha und den Falten treten die ersten Haare auf. Die Häutungslinie verläuft entlang der Körperseite; Scheitel und Rücken sind von einem samtartigen, kurzen Pelz bedeckt, während am Bauch nur Wimperhaare zu finden sind. Bei den Weibchen sind die Zitzen sichtbar, die Seitendrüsen dagegen lassen sich bei beiden Geschlechtern kaum lokalisieren. *Extremitäten:* Bei vielen Tieren sind die Zehen zu 2/3 getrennt, bei einigen ist die Trennung bereits vollständig. *Verhalten:* Die Tiere gehen stelzbeinig mit vom Boden abgehobenem Bauch. Die meisten Tiere sind nun in der Lage, bei Störung eine Karawane zu formieren. Diese Verhaltensweise ist noch nicht völlig ausgereift, und deshalb misslingt das Zufassen oft beim ersten Versuch.

C. r. 8. PT

Allgemeines: Durch das kurze Pelzchen auf dem Rücken und den Flanken erscheint das Tier in einem silbrig seidigen Glanz. Die Augen sind bei den meisten Tieren noch fest verschlossen, bei einigen kündigt sich der Öffnungsvorgang durch ein glitzerndes Tröpfchen Tränenflüssigkeit an, jedoch oft erst einseitig. Die basale Ohrmuschelfalte hat sich von der Unterlage ganz abgelöst. Damit wird das Cavum conchae und der Porus acusticus externus freigelegt. Auf der Rückseite der Ohrmuschel wird entlang ihrem Ansatz eine unpigmentierte Furche sichtbar, die zeigt, dass auch auf dieser Seite Lösungsvorgänge stattfinden. Die Zahnanlagen der Fangzähne sind als kleine Vorwölbungen im Zahnfleisch sichtbar. *Integument:* Die Schnurrhaare sind bis 8 mm lang. Bei vielen Tieren häutet sich nun die Ventralseite und bei einzelnen spriesst bereits ganz fein der Bauchpelz. Am Schwanz treten die ersten „Sekundärhaare" zu den Schuppen auf. Die Seitendrüse ist als weniger stark pigmentierter Fleck sichtbar und ist besonders bei stark behaarten Tieren gut zu erkennen. *Extremitäten:* Beim grössten Teil der Tiere sind die Zehen ganz getrennt. *Verhalten:* Die Tiere kratzen sich fleissig (z.T. sind sie mit Milben behaftet) und gähnen oft. Die Karawanenbildung gelingt jetzt auf Anhieb, auch wenn die Tiere zum ersten Mal in diese Situation kommen.

C. r. 9. PT

Allgemeines: Die Spitzmäuse erwecken, da sie nun ganz behaart sind, einen adultähnlichen Eindruck. Der Rücken ist graubraun; seitlich verläuft eine scharfe

Übergangslinie zur hellgrau pigmentierten Bauchhaut mit dem noch weissen Bauchpelz. *Augen:* Bei der Hälfte der Tiere sind beide Augen geöffnet oder doch so weit offen, dass Tränenflüssigkeit durchtreten kann. Die Augenlider sind jetzt stark behaart. Die Ohrmuschel strukturiert sich weiter, indem sich die Hautfalten noch stärker voneinander trennen. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare sind 9—10 mm lang. Der Rückenpelz wird kräftiger; die Haare sind ca. 1 mm lang, werden aber noch auffällig von den ca. 3,5 mm langen Wimperhaaren überragt. Diese Wimperhaare des Rumpfes werden nach TOLDT (1910) als Leithaare bezeichnet. Die Bauchbehaarung ist noch kurz, samtartig und unpigmentiert. Der etwas verbreiterte Zehennagel fällt nicht mehr auf, obwohl er etwas anders gestaltet ist als die übrigen Krallen. *Verhalten:* Mit dem Öffnen der Augen geht ein gesteigertes Fluchtverhalten einher. Bei Annäherung mit der Hand flüchtet das Tier mit grosser Geschwindigkeit, ohne auf Hindernisse zu achten.

C. r. 10. PT

Allgemeines: Bei 4/5 der Tiere sind die Augen offen oder deutlich am Aufgehen. Die Ohrmuschel wird dünner und ist nun stärker behaart. Die Zähne stehen unter dem Zahnfleisch reliefartig vor, sind aber noch nicht durchgebrochen. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare messen 10—11 mm, die kleinsten Unterlippenhaare sind 3 mm, die längsten 5 mm lang, die Bukkalhaare 5—6 mm und das Tasthaar des Unterarmes 2,5 mm. Die Basis der Bauchhaare ist grau gefärbt, so dass durch die darüber liegenden unpigmentierten Haarspitzen ein heller Silberglanz entsteht. Die Schwanzschuppen sind kaum abzugrenzen, es entsteht daher noch keine Schwanzringstruktur. Die Fussschwielen sind jetzt hellbraun, ihre Spitzen sind jedoch weniger pigmentiert. Auf der Fussohle stehen vereinzelte Haare. *Verhalten:* Angefasste Tiere geben häufig Kot von grüner Farbe ab.

C. r. 11. PT

Allgemeines: Die adultähnlichen Tiere sind schwer von den 10-tägigen Jungen zu unterscheiden. Die Augen sind normalerweise vollständig geöffnet. Die Ohrmuschel macht nur noch feine quantitative Veränderungen durch. Die besten Merkmale zur Altersdatierung liefert die Zahnentwicklung. Die Incisivenspitzen sind durch das Zahnfleisch hindurch deutlich sichtbar. *Integument:* Auf Hand- und Fussrücken sind die Hautschuppen durch eingelagerte Pigmente abgegrenzt, am Schwanz lassen sich Schuppen erst an der äussersten Spitze erkennen. Die längsten Schnurrhaare messen 11—12 mm. Der vorderste Abschnitt des Unterkiefers ist nur mit Spürhaaren besetzt. Auf der Medianlinie zwischen den Kieferästen ist ein brauner Fleck aufgetreten, der bis zur Kieferspitze fein ausläuft. Die Haare des Rückenpelzes messen jetzt 2—3 mm. Die Wimperhaare sind nicht

mehr deutlich zu erkennen, obschon sie Längen bis zu 6 mm erreichen, weil sie dem Pelz flach anliegen.

C. r. 12. PT

Zahnentwicklung: Die Incisiven haben das Zahnfleisch noch nicht durchstossen. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare messen 12—13 mm. Die Haut des Unterkiefers ist stärker pigmentiert, so dass der Bulbus der Tasthaare als heller Kreis erscheint. Der gegenseitige Haarabstand beträgt 0,2—0.4 mm. Die durch Hautschuppen verursachte Schwanzringstruktur ist jetzt bis zur Basis deutlich. *Verhalten:* Die Tiere reissen oft das Maul auf, als wollten sie beissen. Im Käfig finden sie sich selbständig zurecht, und die Karawanendbildung ist in dieser vertrauten Umgebung kaum mehr auszulösen.

C. r. 13. PT

Zahnentwicklung: Bei über 50% der Tiere sind die Spitzen der oberen I^1 durch die Gingiva hindurchgedrungen, die der unteren dagegen noch nicht. Mitverantwortlich für diesen Unterschied ist sicher die steilere Zahnstellung der oberen Incisiven.

C. r. 14. PT

Neben den oberen sind nun auch die unteren Incisivenspitzen durchgestossen. Von den 4 Sinushaaren der Unterlippe sind die Basen der 3 grösseren erstmals pigmentiert. Die längsten Schnurrhaare messen ca. 14 mm.

C. r. 15. PT

Die *Zahnspitzen* sind etwas weiter durch das Zahnfleisch gedrungen, deutlich sind die Spitzen des oberen Prämolaren sichtbar. Die maximale Schnurrhaarlänge beträgt ca. 15 mm; die bukkalen Sinushaare sind ca. 8 mm, die der Unterlippe 3—7 mm und die des Unterarmes 3,5 mm lang. Die Wimperhaare des Schwanzes messen bis 5 mm, Zufallsproben vom Rücken 7—8 mm, während die normalen Wollhaare des Rückens 4—6 mm messen. *Verhalten:* Ein Teil der Tiere ist nun erstmals bissig: mit ihren winzigen Zahnspitzchen beissen sie tüchtig zu.

C. r. 16. PT

Am Oberkiefer sind I^3 und C noch nicht durgedrungen, am Unterkiefer fehlt oft noch der Caninus. Die Fangzähne sind manchmal bereits bis zur Hälfte freigelegt. Die längsten Schnurrhaare haben eine Länge von 16—17 mm erreicht, von diesem Zeitpunkt an erfolgt nur noch ein geringer Zuwachs. *Verhalten:* Ausnahmsweise wird ein Tier erstmals beim Fressen beobachtet.

C. r. 17. PT

Alle *Zahnspitzen* sind durch das Zahnfleisch hindurch gedrungen. *Verhalten:* Die meisten Tiere können erstmals beim Fressen beobachtet werden. Es werden 1—2 Mehlwürmer gefressen, wobei die Jungen oft neben der Larve in den Fressnapf beissen. Im Wurf mit den 11 Jungen, die sicher etwas zuwenig Milch bekommen haben, werden die Mehlwürmer der Mutter gierig aus dem Maul gerissen. Diese wehrt sich nur schwach dagegen, versucht aber unermüdlich selbst weiter zu fressen. Dieser Vorgang ist vielleicht als eine mögliche Vorstufe zur aktiven Fütterung zu bezeichnen.

C. r. 18. PT

Die Zähne werden sukzessive weiter freigelegt. Nur die Hinterseite der Fangzähne ist weiterhin mit Zahnfleisch bedeckt. Junge, deren Mutter weggenommen wird, können in diesem Alter überleben, d.h. auch wenn sie noch saugen, sind sie doch nicht mehr auf die Muttermilch angewiesen. *Verhalten:* Aus dem Nest genommene Junge lassen den Ruf des Verlassenseins nicht mehr hören, sie wehren sich beissend und geben nur schrille Angstlaute von sich, wenn sie grob angefasst werden.

C. r. 19. PT

Die Rückbildung der Gingiva geht allmählich weiter.

C. r. 20. PT

Das Gebiss ist vollständig freigelegt. Die Tasthaare des Unterkiefers sind an der Basis grau pigmentiert. Die längsten Schnurrhaare messen 16—18 mm, die Wangenhaare 9 mm. Unterlippenhaare: das kürzeste misst ca. 2,5 mm, das längste 8 mm. Meistens sind deren 4, seltener 3 vorhanden. In diesem Zustand ist die Selbständigkeit erreicht. In Gefangenschaft bleiben die Spitzmäuse im Familienverband, selbst wenn ein neuer Wurf nachrückt.

4. Die Entwicklung von Sorex araneus (Abb. 1, 2, 4, 6; Tab. 2)

S. a. NEONATUS (= 1. PT = 21. OT)

Allgemeines: Die neugeborenen Waldspitzmäuse können sich noch nicht in Bauchhaltung stabilisieren. Sie liegen bei flacher Unterlage auf der Seite. Bei gekrümmtem Rücken wird der Kopf mit Vorliebe spitzwinklig zur Brust geneigt. Diese Haltung entspricht noch derjenigen eines aus den Embryonalhüllen befreiten Embryos. Die Ausbildung eines Schwanzfadens konnte bei dieser Art nie beobachtet werden, er fehlt zumindest allen Postnatalstadien.
Integument: Die Haut ist blutrot und etwas transparent. Der Magen schimmert weiss durch; ferner ist die Leber als dunkel Masse erkennbar. Die Struktur der

Haut ist runzelig, kreppartig, am lebenden Tier ohne Bewegungsfalten. Diese treten erst bei der Fixierung auf. Die am Embryo sehr deutlichen Körperhaaranlagen sind durch die kurze Zeit vor der Geburt eintretenden Hautveränderungen etwas undeutlicher geworden. Sinushaare: Allen Tieren fehlen sämtliche Sinushaare (nur eine einzige Ausnahme wurde beobachtet). Wenn solche bei fixierten Tieren manchmal anzutreffen sind, so deshalb, weil durch die Fixation die Haut schrumpft und die Schnurrhaare postmortal die Epidermis durchstossen.
Augen: Die Lider sind verwachsen, das Pigment des Auges scheint als dunkler Fleck durch die Haut. *Ohr:* Die Ohrmuschel, die beim Embryo bereits fein differenziert mit den beiden Hautfalten ausgebildet ist, verschwindet beim Neonaten fast ganz in der Haut. Sie ist nach vorn geklappt und nur wenig vorstehend. Der Rand der Scapha ist nicht verwachsen, der Gehörgang ist ebenfalls wie bei der Hausspitzmaus durch die basale Hautfalte (Posteron 6) verschlossen. *Mund:* Die Lippenränder sind verwachsen und lassen nur vorne eine kleine Öffnung zum Fassen der Zitzen frei. *Äussere Genitalien:* Der Phallus ragt zapfenartig vor. Die Glans ist deutlich gegen den Schaft abgegrenzt.
Extremitäten: In der Normalhaltung bilden sämtliche Gelenke stumpfe Winkel. Die Hinterextremitäten sind nur schwach nach innen rotiert. Die Zehen sind bis zu den Zehenballen sekundär verwachsen, nur die Nagelanlagen bleiben voneinander getrennt. Die Verwachsung ist vollständiger als bei Crocidura, die Hand gleicht einem Palettenstadium, die einzelnen Strahlen sind jedoch deutlich erkennbar. Die Sohlenballen sind alle ausgebildet, sie waren embryonal aber deutlicher strukturiert.
Verhalten: Die Extremitäten werden noch kaum gebraucht; während die vorderen rudernde Bewegungen ausführen, bleiben die hinteren vollkommen still. Trotzdem kann sich das Neugeborene fortbewegen, indem es auf dem Rücken liegend starke, windende Bewegungen mit dem ganzen Rumpf ausführt. Eine gerichtete Fortbewegung scheint noch nicht möglich. Stimme: Es konnten keine Laute gehört werden.

S. a. 2. PT

Allgemeines: Die typische Embryonalhaltung ist nicht mehr zu beobachten, der Kopf wird in einem stumpfen Winkel zur Brust gehalten.
Integument: Die Haut ist heller geworden und nicht mehr so transparent. In der Halsregion und am Übergang zu den Extremitäten treten Hautfalten auf. Sinushaare: Ein Teil der Schnurrhaare ist durchgebrochen, oft in deutlichen 8 Längs- oder 8 Querreihen angeordnet. Die längsten messen 0,5 mm. Am Unterkiefer sind bei fixierten Tieren die ersten Spitzchen von 2 Pili labiales inferiores sichtbar, am lebenden Tier wurden sie nicht beobachtet, und es ist anzunehmen, dass sie als Folge der Fixierung durch die Haut gedrungen sind. Andere Haare fehlen noch vollständig. Es muss jedoch darauf hingewiesen werden, dass sowohl bei *Sorex*

wie bei *Neomys* keine bukkalen Sinushaare vorkommen. Die Seitendrüsen sind am lebenden Tier nicht zu erkennen, am fixierten treten sie deutlich in Erscheinung. *Transitorische Verschlüsse:* Augen, Ohr- und Lippenverschluss sind noch vollständig. *Äussere Genitalien:* Obwohl der Phallus noch weit vorragt, hat er sich bereits etwas in die Bauchdecke eingesenkt. *Verhalten:* Die Tiere sind etwas geschickter geworden. Für kurze Zeit vermögen sie sich auf dem Bauch zu halten. Bei ihrer windenden Fortbewegungsweise spielen die Vorderextremitäten eine grössere Rolle.

S. a. 3. PT

Allgemeines: Die Tiere vermögen sich über längere Zeit auf dem Bauch in bilateraler Stellung im Gleichgewicht zu halten und sich mit allen Extremitäten seitlich abzustützen. *Integument:* Die noch unpigmentierte Haut ist rosa. Die Schnurrhaare haben eine Länge von 3/4 mm, ihr Zuwachs ist auffallend gering. Von den Sinushaaren der Unterlippe sind jederseits 3 am fixierten Tier sichtbar, am lebenden Objekt sind sie ebenfalls zu erkennen. Andere Haare sind noch nicht aufgetreten. *Ohr:* Die Ohrmuschel ist etwas stärker vortretend und steht als runder Wulst senkrecht ab. *Transistorische Verschlüsse:* Die Verschlüsse von Augen, Ohren und Lippen sind noch vollständig. *Extremitäten:* Die Zehen sind noch ganz verwachsen. Die Nägel der Hand sind erstmals ganz wenig vorstehend.

S. a. 4. PT

Allgemeines: Der Körper ist zwar noch rosa, doch zeigt die Dorsalseite durch feine Pigmentation einen geringen bräunlichgrauen Unterton. *Ohr:* Die Ohrmuschel ist immer noch sehr kurz, die beiden Hautfalten sind gleich hoch wie der äussere Rand der Scapha. *Integument:* Die Schnurrhaare stehen in ca. 12 Längsreihen. Die längsten Sinushaare messen erst 1 mm. Am Unterkiefer sind beidseitig alle 4 Sinushaare durchgebrochen. Sie haben eine Länge von ca. ¼ mm. *Äussere Genitalien:* Der Phallus ist im Verhältnis kleiner geworden. Er hat sich tiefer in die Bauchhaut eingesenkt. *Extremitäten:* Die Zehen sind noch vollständig verwachsen. Die Nägel überragen das Nagelbett deutlich. *Verhalten:* Die Hinterextremitäten werden zur Fortbewegung noch kaum gebraucht; sie haben lediglich abstützende Funktion zur Erhaltung des Gleichgewichtes.

S. a. 5. PT

Allgemeines: Dieses Stadium könnte nach rein äusserlichen Merkmalen der Geburtsreife der typischen Nesthocker (Hausmaus und Laborratte) entsprechen. Die Bedeutung dieser Tatsache wird im III. Kapitel ausführlich besprochen. *Integument:* Der Rücken ist schwach pigmentiert. Die Schnurrhaare sind rostral gegen das Rhinarium noch nicht vollzählig durchgebrochen. Die längsten messen nur ca. 1¼ mm. Das ulnare Sinushaar sowie normale Körperhaare fehlen noch

immer. *Transitorische Verschlüsse:* Die Verwachsungen von Augen, Ohren und Lippen sind noch vollkommen, ebenso die Verwachsung der Digiti. *Verhalten:* Die Tiere scheinen noch sehr kraftlos. Der Kopf wird kaum von der Unterlage abgehoben. Die Vorderextremitäten werden oft seitlich abgespreizt und die Hinterextremitäten gerade nach hinten gestreckt, so dass das Dorsum pedis auf der Unterlage ruht, eine Stellung, die bei *Crocidura* normalerweise nicht beobachtet werden kann.

S. a. 6. PT

Allgemeines: Die Dorsalseite ist rosagrau, die Schnauze bereits bräunlich pigmentiert. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare messen 2 mm. Es scheint, dass nun alle durchgebrochen sind. Die kürzesten finden sich neben dem Rhinarium. Nun ist auch das Haar des Col. pil. ulnaris sichtbar. Andere Körperhaare fehlen noch. Einzig bei einem Wurf sind ausnahmsweise bereits einige Haarspitzchen auf dem Rücken zu erkennen. Die Seitendrüse ist nun auch am lebenden Tier sehr auffällig. Auf der Dorsalseite der Hände und Füsse erscheint schwach reliefartig die Schuppenstruktur der Haut. Die *transitorischen Verschlüsse* sind unverändert. *Äussere Genitalien:* Von der Glans ist nur noch die Spitze sichtbar. Die Bauchdecke ist in der Genitalregion etwas aufgewölbt. *Verhalten:* Es kann immer noch keine wirkungsvolle Fluchtreaktion festgestellt werden. Die Tiere liegen meistens apathisch auf der Unterlage oder versuchen etwas herumzukrabbeln.

S. a. 7. PT

Allgemeines: Neben der immer stärker werdenden Pigmentierung fällt das Haarwachstum auf! *Integument:* Die längsten Schnurrhaare, die an der Basis schwach pigmentiert sind, messen 2,5 mm, die Sinushaare des Unterkiefers höchstens 0,5 mm, das Tasthaar des Unterarmes ca. 0,75 mm. Entlang den Unterlippen sind jetzt viele unpigmentierte Tasthaare aufgetreten. Im Gegensatz dazu erscheinen zwischen den Schnurrhaaren sehr feste dunkelbraune Körperhaare. Auf der Dorsalseite von Kopf und Rumpf treten die ersten schwach pigmentierten Haare durch. Der gegenseitige Haarabstand beträgt ca. 0,25 bis 0,5 mm, auf der Seitendrüse stehen die Haare etwas dichter. Die Ventralseite ist nun auch ganz schwach behaart. Am Schwanz sind ebenfalls ganz kurze Härchen aufgetreten, nur an der Schwanzspitze finden sich verhältnismässig lange Haare. Die Hautschuppenstruktur der Extremitäten hat sich verstärkt. Auf der Dorsalseite der Hand und am Übergang vom Unterschenkel zum Dorsum pedis sind ebenfalls die ersten Haare durchgebrochen, während sie auf den Finger und Zehen noch ganz fehlen. *Äussere Genitalien:* Der Phallus hat sich ganz in die Bauchdecke eingesenkt.

S. a. 8. PT

Integument: Schnauzenwülste, Extremitäten und Schwanz sind dunkelgrau, der Rücken ist noch etwas weniger stark pigmentiert. Sinushaare: Die hintersten Schnurrhaare jeder Längsreihe sind ziemlich lang (ca. 3 mm), das nächstvordere oft schon viel kürzer (ca. 1,5 mm), dafür sind die Unterlippensinushaare weniger unterschiedlich, das hinterste ca. 3/4 mm, das kleinste vorderste ca. ½ mm lang. Sie lassen sich in diesem Stadium kaum von den benachbarten Tasthaaren unterscheiden, die auf dem ganzen vordern Unterkieferabschnitt zu finden sind. Die Rücken-, Bauch- und Schwanzbehaarung ist etwas stärker als am Vortag. Auf den Finger und Zehen fehlen die Haare noch immer, einzig bei einem Tier treten die ersten Haare an der Endphalanx des Mittelfingers auf. Die Augenlider und die Scapha sind noch unbehaart. *Mund:* Die Lippenverwachsung beginnt sich zu lösen, ca. die Hälfte der Mundspalte ist noch verwachsen. *Verhalten:* Die Tiere brauchen zum Kriechen jetzt auch die Hinterbeine. Der Bauch wird jedoch noch nicht von der Unterlage abgehoben.

S. a. 9. PT

Integument: Die Haare sind stark gewachsen. Die längsten Schnurrhaare messen ca. 3,5 mm, die dazwischen liegenden Haare sind nahezu schwarz und bis fast 1 mm lang. Die Sinushaare des Unterkiefers sind noch unpigmentiert, ebenso die meisten Tasthaare dieser Region und die feinen Körperhaare des Bauches. Auf der Dorsalseite spriessen die braun pigmentierten Haare rasenartig. Am Schwanz ist die Schuppenstruktur fein sichtbar geworden. Hinter jeder Schuppe steht ein dazugehöriges Haar. Hände und Füsse sind allseitig behaart, die Finger und Zehen tragen hauptsächlich am Endglied hinter der Nagelwurzel Haare. An den Vorderextremitäten ist die Behaarung von der Körperhaut zum Unterarm durchgehend, an den Hinterextremitäten ist der obere Teil des Unterschenkels unbehaart. Bei den Weibchen sind die Zitzen sehr deutlich sichtbar.
Augen: Die Lider sind noch verschlossen. Sie sind frei von Haaren; diese fehlen aber auch in der Gesichtsregion zwischen Auge und Schnurrhaarwulst. *Ohr:* Der Gehörgang ist noch verschlossen und verdeckt. Immerhin deuten sich gewisse Lösungsvorgänge an: die beiden Hautfalten der Ohrmuschel sind durch vertiefte Furchen stärker voneinander abgetrennt. Auf der wulstartigen Scapha hat sich nun eine deutliche Kante ausgebildet, die scharf Vorder- und Hinterseite voneinander trennt. Die beiden Hautfalten und die Innenseite der Scapha weisen einige stark pigmentierte Haare auf. *Mund:* Von der fast 4 mm langen Mundöffnung sind noch 1,5 mm verwachsen. *Extremitäten:* Die Verwachsung der Phalangen ist noch vollständig. Die grossen Hautschuppen der fast haarfreien Sohlen sind stark reliefartig herausgebildet. *Verhalten:* Erstmals konnte ein schriller „Pfiff" gehört werden, nachdem ein Junges zu seinen Geschwistern ins Nest zurückgelegt

worden war. Nach ZIPPELIUS (1958) muss es sich dabei um eine Schreckreaktion der Geschwister handeln.

S. a. 10. PT

Integument: Die längsten Schnurrhaare messen ca. 4 mm; das längste Sinushaar der Unterlippe misst 2 mm und ist damit wieder deutlich von den umliegenden Tasthaaren unterscheidbar. Der Rückenpelz spriesst nun samtartig, er ist jedoch nicht sehr dicht, so dass noch sämtliche Hautstrukturen sichtbar sind. Die unpigmentierten Bauchhaare erwecken noch keinen pelzartigen Eindruck. Auffällig sind die etwas über einen Millimeter langen endständigen Schwanzhaare, die einen schwachen Pinsel andeuten. Diese fehlen bei Crocidura und Neomys in derart deutlicher Ausbildung. Auf der Dorsalseite von Hand und Fuss sind zu den primär durchgebrochenen Haaren pro Schuppe noch 2 kurze Begleithaare hinzu getreten. Auf den noch verwachsenen Finger und Zehen stehen erst ganz wenig Haarspitzchen. Auf der Seitendrüse haften auffällig viele Schmutzpartikel; es hat den Anschein, als würden bereits Sekrete ausgeschieden. Die *Lippenverwachsung* hat sich weiter gelöst, bei einem Wurf ist sie vollständig zurückgebildet. *Verhalten:* Die Tiere krabbeln schon recht schnell umher. Das Nest wird aber nie verlassen.

S. a. 11. PT

Integument: Es sind nur quantitative Unterschiede festzustellen. Die längsten Schnurrhaare messen 4,5 mm. Erstmalig sind auf der Rückseite der Scapha Haare anzutreffen. *Transitorische Verschlüsse:* Im Mundwinkel ist allgemein nur noch ein kleines Restchen eines Lippenverschlusses festzustellen. Die übrigen Verschlüsse sind noch intakt.

S. a. 12. PT

Integument: Die längsten Schnurrhaare messen 5—6 mm. Die kurze Körperbehaarung ist zwar etwas dichter, doch entsteht noch immer nicht der Eindruck eines Pelzes. Der Rücken beginnt sich etwas zu häuten. Schwanz: Bei jeder Hautschuppe treten zum primären Haar 2 neue auf, so dass die Haare nun in deutlichen Dreiergruppen angeordnet sind. Die Dorsalseite der Finger und Zehen ist überall behaart, wobei jeder Hautschuppe erst ein Haar zugeordnet werden kann. Die Region zwischen Auge und Schnurrhaarwulst ist nun ebenfalls behaart, wobei die erst kurzen Spitzen fast schwarz pigmentiert sind. Die Augenlider sind noch frei von Haaren. *Ohr:* Die Hautfalten sind noch sehr breit. Die Haare sind auf beiden Falten in zwei Zonen geordnet, dazwischen verläuft eine Längsfurche, die paradoxerweise später der Faltenkante entspricht, während die beiden Gruppen je der dorsalen und ventralen Faltenbehaarung entsprechen. Der Lösungsvorgang zwischen den Falten geht weiter, ohne dass der Gehörgang frei

gegeben wird. *Mund:* Die Lippenverwachsung kann bei keinem Tier mehr festgestellt werden. *Extremitäten:* Die Zehenverwachsung ist noch vollständig, obwohl sich erste Hautfetzchen zwischen den Nagelgliedern ablösen.

S. a. 13. PT

Allgemeines: Die Körperbehaarung ist jetzt ausgesprochen pelzartig, die Hautstrukturen sind nicht mehr sichtbar. *Sinushaare:* Die längsten Schnurrhaare messen 6—7 mm, das längste Sinushaar des Unterkiefers 3 mm, ebenso das Tasthaar der Hand. *Ohr:* Der Gehörgang ist noch verschlossen. *Augen:* Die Lider sind noch verwachsen. Zentripetal erscheinen schwarz pigmentierte Haarspitzen. *Zahnentwicklung:* Das Zahnfleisch weist an der Stelle der vordersten Incisiven kleine Buckel auf, die am lebenden Tier gelblich erscheinen, am fixierten sich schwärzlich verfärben. *Extremitäten:* Die Zehentrennung hat bei den meisten Tieren mit dem I. und V. Strahl begonnen. *Verhalten:* Die Tiere sind noch recht unbeholfen. Meistens schlafen sie auf der warmen Hand. Das Spaltenbohren ist jetzt sehr typisch.

S. a. 14. PT

Integument: Zwischen den hellbraunen Rückenhaaren hat die neu sprossende Haargeneration bereits dunkelbraune Spitzen. Diese sind aber noch sehr kurz. Die längsten Schnurrhaare messen bis 7 mm. Der *Lidverschluss* ist noch intakt, die Verschlussnaht ist frei von Haaren. Die Behaarung der *Ohrmuschel* hat sich verstärkt. Die Scapha stellt noch immer ein dickes, wulstiges Gebilde dar. Die Lösung der Finger und Zehen geht sukzessive weiter. Sie hat nun auch am II., III. und IV. Strahl eingesetzt, hier jedoch meistens erst am Nagelglied.

S. a. 15. PT

Integument: Die Schnurrhaare sind bis 7 mm lang. Die längsten Sinushaare des Unterkiefers 4 mm, das Tasthaar der Hand 3—4 mm. Die bisher haarfreie Zone am Unterschenkel ist nun fein behaart. Der *Lidverschluss* ist unverändert. Dagegen wird der Lösungsvorgang des Ohrverschlusses deutlicher, die basale Falte beginnt sich von der Unterlage abzulösen. Die Lösung der Finger- und Zehenverwachsung ist bei vielen Tieren sehr fortgeschritten.

S. a. 16. PT

Allgemeines: Der Pelz ist nun so lang, dass die Jungen adultähnlich aussehen. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare messen 8 mm. Die Hautschuppen auf der Ober- und Unterseite der Hand sind pigmentiert, im Gegensatz dazu sind die Handschwielen noch sehr hell. An den Hinterextremitäten und am Schwanz fehlt die deutliche Schuppenfärbung. *Ohr:* Der Lösungsvorgang geht weiter, bei einem Wurf ist er bereits abgeschlossen. *Extremitäten:* Die Trennung der

Finger und Zehen ist bei einzelnen Tieren abgeschlossen, bei andern erst bis zur Hälfte vollzogen. *Zahnentwicklung:* Durch das Zahnfleisch hindurch sind besonders die Zähne des Oberkiefers deutlich erkennbar. Sie sind aber noch lange nicht bereit, die Gingiva zu durchstossen. *Verhalten:* Bei den meisten Tieren erfolgt ein starkes Abwehrquitschen, sobald sie angefasst werden. Bei Störungen versuchen sie auch sofort aus dem Nest zu fliehen. Die Mutter holt sie jedoch wieder zurück, wobei ihr der Transport dieser schweren Jungen nur gelingt, wenn sie sich in gleicher Richtung darüber stellt und das Junge mit Nackenbiss festgehalten, langsam vorwärts schleppt. Wie bereits verschiedene Autoren festgestellt haben (unter anderen ZIPPELIUS, 1958), kennen die Waldspitzmäuse keinen Karawanentransport.

S. a. 17. PT

Ohr: Die Haare auf Kopf und Ohrmuschel sind so stark gewachsen, dass die Scapha fast ganz verdeckt ist. Die Hautfalten haben sich bei den meisten Tieren vollständig von der Unterlage abgelöst und geben den Gehörgang frei. *Augen:* Die nun kurzbehaarten Lider sind noch verschlossen. *Extremitäten:* Bei mehr als der Hälfte der Würfe sind die Finger und Zehen ganz getrennt. *Integument:* Die längsten Schnurrhaare messen 9 mm, das längste Sinushaar der Unterlippe misst bis 5,5 mm, das der Hand 4,5 mm. Nun sind auch die Schuppen der Planta pedis stark pigmentiert.

S. a. 18. PT

Ohr: Bei einem Tier ist das Ohr noch etwas verschlossen, sonst liegt der Gehörgang überall frei. *Augen:* Auf dem Lid lösen sich einige Hautschuppen, ein Vorzeichen für den beginnenden Lösungsprozess. *Extremitäten:* Mit wenigen Ausnahmen sind die Digiti voneinander getrennt. *Sinushaare:* Die längsten Schnurrhaare messen 10 mm.

S. a. 19. PT

Transitorische Verschlüsse: Der Meatus acusticus externus ist bei allen Tieren freigelegt. Die Lösung des Lidverschlusses wird akut, einige Tiere zeigen bei verschlossenen Augen schon starke „Blinzelbewegungen" im grellen Licht. Bei einem Tier kann einseitig bereits Tränenflüssigkeit festgestellt werden. Die Finger und Zehen sind bei allen Tieren getrennt. *Zahnentwicklung:* Die Fangzähne weisen unter der Gingiva eine orange Farbe auf.

S. a. 20. PT

Lidverschluss: Einige Tiere haben ganz oder teilweise geöffnete Augen, beim grösseren Teil sind die Lider noch ganz verschlossen. *Zahnentwicklung:* Die Zähne haben das Zahnfleisch noch nicht durchstossen. Bei einzelnen Tieren

erscheinen die vordersten Incisiven grau gefärbt, die übrigen Zähne sind noch orange. *Sinushaare:* Die längsten Schnurrhaare messen 10½ mm. *Verhalten:* Die Tiere wehren sich viel stärker gegen das Anfassen als früher und kreischen dazu sehr laut.

S. a. 21. PT

Lidverschluss: Bis auf eine Ausnahme sind bei allen Tieren die Augen beidseitig geöffnet oder soweit offen, dass Tränenflüssigkeit durchtreten kann. *Zahnentwicklung:* Die Incisiven sind unter der Haut schwärzlich geworden, haben das Zahnfleisch aber noch nicht durchstossen. *Sinushaare:* Die längsten Schnurrhaare messen 11—12 mm.

S. a. 22. PT

Zahnentwicklung: Bei der Hälfte der Würfe sind die vordersten Incisivenspitzen durch das Zahnfleisch hindurchgetreten. Die andern Zähne sind noch von der Gingiva bedeckt. *Sinushaare:* Das längste Schnurrhaar misst 12—14 mm.

S. a. 23. PT

Zahnentwicklung: Bei allen Tieren sind die grossen Fangzähne (I^1) durch das Zahnfleisch gedrungen, oft ist jedoch der hintere Höcker des oberen ersten Schneidezahnes noch zugedeckt. Die feinen Spitzen des reisszahnartigen hintersten oberen Prämolaren sind ebenfalls freigelegt. *Sinushaare:* Das längste Schnurrhaar misst 14—15 mm.

S. a. 24. PT

Zahnentwicklung: Im Oberkiefer sind alle drei Incisiven durchgebrochen. Der Caninus und die beiden vorderen Prämolaren sind noch vom Zahnfleisch bedeckt.

S. a. 25. PT

Zahnentwicklung: Alle Zähne des Unterkiefers liegen frei. Im Oberkiefer sind nur noch der 1. und 2. Prämolar verdeckt. Der Magen des fixierten Tieres ist mit einer faserigen roten Masse gefüllt: das Tier hatte sicher Fleisch gefressen. *Sinushaare:* Das längste Schnurrhaar misst 15 mm. Die Adultlänge von 16—18 mm wird wahrscheinlich erst langsam erreicht.

S. a. 26. PT

Zahnentwicklung: Die Zähne liegen bei allen Tieren vollständig frei; die Jungen fressen sicher.

S. a. 28. PT

Zwei junge Waldspitzmäuse überstehen den Tod ihrer Mutter ohne Schaden. Sie sind in diesem Alter demnach sicher selbständig.

5. Die Entwicklung von Neomys fodiens (Abb. 1, 2, 5, 7; Tab. 3)

N. f. NEONATUS (= 1. PT = 21. OT)

Allgemeines: Die neugeborenen Wasserspitzmäuse gleichen sehr stark den neonaten Waldspitzmäusen, doch scheinen sie einen geringen Entwicklungsvorsprung aufzuweisen. Die Tiere liegen ebenfalls vorwiegend auf der Seite. Der Kopf wird meist rechtwinklig zur Brust, seltener bereits in Richtung der Körperachse gehalten. Alle Tiere besitzen einen Schwanzfaden, der oft noch im Alter von 20 PT nachweisbar ist. Ein solcher konnte weder bei *Sorex* noch bei *Crocidura* festgestellt werden.
Integument: Die Haut ist blutrot und transparent, so dass die Hautgefässe, der Magen und die Leber durchschimmern. Die Hautstruktur ist fein runzelig, kreppartig, doch ohne deutliche Bewegungsfalten. Die Haaranlagen sind in der Haut kaum mehr sichtbar, dafür ist die Seitendrüse bei allen Stadien zu erkennen.
Sinushaare: Der Geburtszustand variiert etwas; bei den einen Würfen fehlen noch sämtliche Haare, bei andern haben 4—8 Schnurrhaare die Haut durchstossen und weisen eine maximale Länge von ¼ mm auf; ebenso sind manchmal 3 Pili labiales inferiores sichtbar. Die definitive Anzahl beträgt 5. *Augen:* Die Lider sind verwachsen, das Pigmentepithel ist als dunkler Flecken unter der Haut sichtbar. *Ohr:* Der Rand der Scapha ist nur schwach vorstehend und nach vorn geklappt, ohne mit der Unterlage zu verwachsen. Die basale Hautfalte (Posteron 6) verdeckt den Gehörgang und ist mit der Gesichtshaut verwachsen, ebenso die darüber liegende Plica principalis, die so stark mit der Haut verwachsen ist, dass man sie von der Umgebung nicht abgrenzen kann. Wie bei *Sorex* ist die Ohrmuschel noch sehr flach und kaum von der angrenzenden Haut abgehoben.
Mund: Die Lippenverwachsung ist sehr stark und lässt vorne nur den Raum zum Fassen der Zitze frei.
Äussere Genitalien: Der Phallus steht mit der Glans vorgewölbt auf der Bauchdecke. Seine Form ist halbkugelig und nicht wie bei *Sorex* lang und zapfenförmig.
Extremitäten: Die Normalhaltung in gleich wie bei *Sorex*, die Hinterextremitäten werden kaum bewegt. Die Finger und Zehen sind bis zu den Endballen vollständig verwachsen, nur die Nagelanlagen bleiben getrennt. Die Oberfläche der Nagelanlage ist bei fixierten Tieren etwas schrumpfig, der Nagel selbst dürfte also höchstens schwach verhornt sein. *Verhalten:* Die Fortbewegung erfolgt durch kräftige Drehung des Rumpfes von der Seiten- auf die Rückenlage. Diese Bewegungen sind etwas kräftiger als bei *Sorex*. Die Tiere können in diesem Alter wahrscheinlich noch keine Laute erzeugen.

N. f. 2. PT

Allgemeines: Die Tiere haben sich wenig verändert. Sie liegen meist noch auf der Seite. *Integument:* Die Haut ist blasser und von rosa Farbe. *Sinushaare:*

Jederseits sind ca. 20 Schnurrhaare durchgebrochen, das längste misst ½ mm. Am Unterkiefer sind 4 Pili labiales inferiores sichtbar, das längste misst ca. ¼ mm. Andere Haare fehlen vollständig. Die sich vom Körper ablösenden Hautstückchen sind Teile des Periderms. *Transitorische Verschlüsse:* Die Ausbildung der Lider, der Ohren und der Lippen ist die gleiche wie am Vortag. *Extremitäten:* Die Fussflächen werden von den lebenden Tieren noch immer gegeneinander gehalten. Eine deutliche Nagelbildung ist noch nicht vorhanden.

N. f. 3. PT

Allgemeines: Die Tiere liegen noch immer meist auf der Seite. Setzt man sie in Bauchlage, strecken sie die Beine gerade nach hinten. Dort können sie zwar etwas bewegt werden, ohne jedoch eine schiebende oder balancierende Wirkung auszuüben. *Integument:* Fast alle Schnurrhaare sind durchgebrochen. Nur entlang dem Rhinarium und der Lippenlinie fehlen sie noch. Einzelne davon weisen bereits eine schwach pigmentierte Basis auf. Die längsten messen 1 mm. Die 5 Sinushaare der Unterlippe sind vorläufig sehr gleichartig, das längste misst 3/4 mm, das kürzeste ½ mm. Das Haar des Col. pilif. ulnaris fehlt noch. Dafür spriessen bereits die ersten Fellhaare zwischen den längsten Vibrissen und oberhalb der Augenlider. Die Haut ist kaum pigmentiert, einzig das Rhinarium zeigt fein pigmentierte Stellen. Die Ohrmuschel hat sich ganz wenig zurückverschoben, sie ist etwas senkrecht abstehend, so dass die Plica principalis als ganz schwache Wölbung in der Haut sichtbar wird.

N. f. 4. PT

Allgemeines: Die Dorsalseite ist graurosa, d.h. der Rücken ist etwas pigmentiert. *Integument:* Die Schnurrhaare haben in ihrer Ausdehnung den Lippenrand und das Rhinarium erreicht, die längsten messen 1¼ mm. Am Unterkiefer sind Tasthaare entlang der Unterlippe aufgetreten. Die Körperhaare im Augenbereich sind etwas grösser; bei einzelnen Tieren erscheinen bereits auf dem Rücken einige winzige Haarspitzen. *Verhalten:* Das Spaltenbohren wird erstmals beobachtet; die Tiere versuchen dabei, mit den Hinterextremitäten stossend nachzuhelfen.

N. f. 5. PT

Integument: Obschon die Dorsalseite erst einen schwachen Grauton aufweist, treten überall auf Kopf und Rücken dunkel pigmentierte Haarspitzen durch, allerdings mit einem gegenseitigen Abstand von ca. ½ mm. Die zum Teil bereits stark pigmentierten Schnurrhaare sind bis 1½ mm lang, die unpigmentierten Sinushaare der Unterlippe 3/4 bis 1¼ mm. Das Sinushaar des Col. pil. ulnaris ist in den meisten Fällen sichtbar. Auf dem vorderen Abschnitt des Unterkiefers sind nun überall Spürhaare aufgetreten. Auf dem Rücken erscheinen zerstreut

einzelne Haare. Schwanz, Bauch und Extremitäten weisen noch keine Haare auf. Die ganze Körperhaut hat sich etwas geglättet, die kreppartige Struktur ist verschwunden, dafür sind im Bereich der Gelenke Bewegungsfalten aufgetreten. *Ohr:* Die Scapha ist dank der etwas veränderten Beschaffenheit der umgebenden Haut deutlicher geworden. Sie ragt als schwacher Wulst vor. *Extremitäten:* Die Nägel der noch ganz verwachsenen Finger und Zehen begrenzen das Nagelbett vorn durch eine scharfe Linie, sie sind jedoch noch nicht vorstehend.

N. f. 6. PT

Allgemeines: Der Rücken ist grau getönt, auf den Extremitäten erscheint je eine dunkelgraue Stelle. *Integument:* Beidseits sind je 11 Schnurrhaare stark gewachsen und überragen mit einer Länge von 2 mm die andern um mehr als das Doppelte. An der Unterlippe hat das hinterste Sinushaar einen Wachstumssprung gemacht und ist nun 1 3/4 mm lang gegenüber ca. 3/4 mm der andern, die kaum mehr von den umliegenden Spürhaaren zu unterscheiden sind. Seltsamerweise sind alle langen Sinushaare noch nicht pigmentiert. Die Rückenbehaarung ist etwas kräftiger geworden, am Bauch spriessen nun ganz feine, noch unpigmentierte Haare. Während der Schwanz noch haarfrei ist, weist die Dorsalseite der Hand und lateral der Unterschenkel bereits pigmentiert die Schuppenstruktur der Haut mit den dazugehörigen Primärhaaren auf. *Transitorische Verschlüsse:* Sämtliche Verwachsungen sind noch vollständig. *Extremitäten:* Die Krallen sind ganz schwach vorstehend. *Verhalten:* Die Hinterextremitäten werden in Ruhelage einfach nach hinten gestreckt!

N. f. 7. PT

Integument: Das längste der 11 auffallenden Schnurrhaare misst ca. 2½ mm. Ihre Haarbasis ist nun meistens pigmentiert. Die übrigen Schnurrhaare sind kaum von den dazwischenstehenden Fellhaaren zu unterscheiden. Das lange Sinushaar der Unterlippe misst 2 mm. Die dorsale Körperbehaarung ist samtartig, doch noch so licht, dass die darunter liegenden Hautstrukturen sichtbar sind. Der Unterkiefer ist von langen Spürhaaren besetzt, die sich durch ihre Dichte und Länge deutlich von den ventralen Fellhaaren unterscheiden. Auf dem Hand- und Fussrücken ist die Behaarung bis zur Basis der Finger und Zehen fortgeschritten und greift z. T. bereits auf die Ventralseite über. Die Krallen sind überall etwas vorstehend. Der Schwanz, immer noch mit Schwanzfaden versehen, weist nur an der Basis einige Härchen auf. Seine Schuppenstruktur ist jetzt durch Pigmentation deutlich geworden. *Verhalten:* Die Tiere versuchen etwas umherzukriechen und gebrauchen dabei die Hinterbeine. Sie kippen aber sehr oft auf die Seite. Seltener ruhen sie in Bauchlage mit angezogenen Hinterextremitäten.

N. f. 8. PT

Integument: Die Dorsalseite ist dunkelgrau, die Ventralseite dagegen ist meistens erst schwach pigmentiert. Folgende Körperpartien sind auffällig dunkel pigmentiert: der seitliche Rand des Rhinariums und die angrenzenden Hautgebiete, der Rand der Ohrmuschel, die Schuppenstruktur von Dorsal- und Ventralseite der Hände und Füsse inkl. der Hautschwielen (im Gegensatz dazu *Sorex* erst am 16. PT), ebenso die Schuppenstruktur der dorsalen Schwanzseite. Auf den Zehen fehlt eine spezielle Pigmentation mit Ausnahme der Endglieder, die entlang der Krallenbasis eine deutliche Braunfärbung zeigen. *Sinushaare:* Das längste Schnurrhaar misst 2—3 mm, die Gruppe der 11 langen ist immer noch ausgeprägt, während die übrigen Schnurrhaare gleich lang sind wie die dazwischen stehenden Fellhaare (höchstens 1 mm) und von diesen nur durch die hellere Farbe und die regelmässige Anordung unterschieden werden können. Ähnlich auffällig liegen die Verhältnisse am Unterkiefer, das lange Sinushaar misst 2¼ mm, die andern 4 sind in ihrer Länge und im Aussehen vorübergehend nicht mehr von den umliegenden Tasthaaren zu unterscheiden. Fellhaare fehlen noch an folgenden Stellen: An den Augenlidern, z.T. am Ohr (das Posteron 6 trägt einige Haare), am proximalen Teil der Extremitäten, an Fingern und Zehen, am Schwanz auf der ganzen Ventralseite und dem letzten Viertel der Dorsalseite, ferner auf den Hautfalten, die After und Urogenitalöffnung verschliessen. Die für *Neomys* typischen 5 Zitzenpaare, in Ausnahmefällen 6 oder 4, fallen bei den Weibchen deutlich auf. *Transitorische Verschlüsse:* Die Ohren-, Augen- und Zehenverwachsungen sind noch vollständig. Dagegen ist nur noch etwa die Hälfte der 4 mm langen Unterlippe verwachsen. *Verhalten:* Das Umherkriechen bereitet den Tieren noch immer grosse Mühe!

N. f. 9. PT

Integument: Das längste Sinushaar misst 3 mm. Bei den kurzen Schnurrhaaren ragen jetzt oft 2 aus demselben Haarbalg; es ist wahrscheinlich, dass sich hier ein Haarwechsel vollzieht. Das lange Unterlippenhaar misst 2½ mm. Die ganze Körperbehaarung ist intensiver, aber immer noch so dünn, dass die Hautstrukturen gut erkennbar sind. Neu aufgetreten sind Haare auf den Lidern, auf der Ohrmuschel (Plica principalis), feine unpigmentierte Spitzchen auf der Ventralseite des Schwanzes und ebenfalls unpigmentierte Haare vom Tasthaartypus in der Analregion. Die Endglieder der Finger und Zehen weisen ebenfalls die ersten Haare auf. Auf der Bauchmitte und auf der Kehle ist unter Umständen ein pigmentierter Flecken aufgetreten, der sich zentrifugal ausbreitet. Seine Ausbildung ist abhängig von der Ventralfärbung im Adultzustand.

N. f. 10. PT

Integument: Die längsten Schnurrhaare messen 4 mm. Die Dorsalseite der Finger und Zehen ist nun behaart; pro Hautschuppe ist, wie auch am Schwanz, erst das primäre Haar sichtbar. Auf dem Hand- und Fussrücken dagegen stehen die Haare bereits in den schuppenzugehörigen Dreiergruppen. Haarfrei ist weiterhin eine kurze Zone am proximalen Abschnitt der Extremitäten, ferner auch die Schwanzspitze (vergl. *Sorex* 10. PT). *Transitorische Verschlüsse:* Die Ohrmuschel hat sich weiter zurückgelegt und ragt etwas plastischer vor. Zwischen den Hautfalten und hinter der Scapha lösen sich Hautstückchen ab, die auf diese deutlichere Strukturierung zurückzuführen sind. Lid- und Zehenverwachsung haben sich nicht verändert, die Lippenverwachsung dagegen hat sich weiter gelöst.

N. f. 11. PT

Integument: Die Rückenhaare sind noch so kurz, dass kein eigentlicher Felleindruck entsteht. Die längsten der 11 grossen Schnurrhaare messen 5 mm, das Sinushaar der Unterlippe ist 3 mm lang. Die Übergangsstelle von den Extremitäten zur Rumpfhaut ist nun behaart, wenn auch erst sehr schwach. Die Seitendrüse ist deutlich etwas verklebt, sie scheint bereits zu sezernieren. *Transitorische Verschlüsse:* Lider, Gehörgang und Zehen sind noch verwachsen. Der Lippenverschluss hat sich wieder gelöst, es sind nur noch die Mundwinkel verwachsen. *Verhalten:* In diesem Alter können die Wasserspitzmäuse den Bauch noch nicht vom Boden abheben. Während die Tiere des einen Wurfes sehr wild sind und zu fliehen versuchen, sind andere ganz apathisch und versuchen an der Haut meiner Finger zu saugen. Dabei sind deutliche Lutschgeräusche hörbar.

N. f. 12. PT

Integument: Die Dorsalseite der Extremitäten ist teilweise ganz schwarz, der Rücken ist grau-schwarz, der Bauch eines Tieres grau, einzig Partien an der Kehle und des Kinns sind noch kaum pigmentiert. Die Tiere variieren in der Färbung sehr stark, was natürlich im Zusammenhang mit der variablen Adultfärbung steht. Das längste Schnurrhaar misst 6 mm, das längste Haar der Unterlippe ca 3½ mm. Der Bauch weist neben langen, feinen weissen Haaren nun auch kürzere pigmentierte auf. *Transitorische Verschlüsse:* Die Lippenverwachsung ist ganz gelöst.

N. f. 13. PT

Integument: Die Körperhaare sind nun so lang und dicht, dass sie die darunterliegenden Hautstrukturen verdecken. Wegen der weissen Haarspitzen schimmert der fast schwarze Pelz der Wasserspitzmäuse bei Jungtieren noch silbrig. *Sinushaare:* Das längste Schnurrhaar misst 6½ mm. Die ursprüngliche Gruppe von 11 langen Haaren ist noch zu erkennen, doch wachsen nun auch die rostral

gelegenen Schnurrhaare aus, pro Reihe ragen ca. 3 neue deutlich über die dazwischen stehenden Fellhaare hinaus. Noch weiter rostral stehen öfters noch 2 Haare pro Haarbalg. Auch an der Unterlippe wachsen nun alle Sinushaare aus, das lange misst 4 mm, das nächste 2 mm. Die 3 vordersten überragen die umliegenden Spürhaare noch nicht. Der Schwanz ist jetzt etwas dichter behaart, pro Hautschuppe sind erstmals 3 Haare erkennbar. Die Schwanzspitze weist noch immer den typischen Schwanzfaden auf. *Transistorische Verschlüsse:* An den Lidern, Ohren und Zehen lassen sich noch keine Veränderungen feststellen. *Zahnentwicklung:* Die Zahnanlagen der vordersten Incisiven wölben das Zahnfleisch als kleine Hügel vor. *Verhalten:* Die Tiere kriechen zwar flink, heben den Bauch aber immer noch nicht von der Unterlage ab.

N. f. 14. PT

Integument: Die Gruppe der langen Schnurrhaare wird grösser (beidseits 12), das längste misst 7 mm. Am Unterkiefer überragen nun 4 Sinushaare die Körperhaare. *Transitorische Verschlüsse:* Der Lid- und Ohrenverschluss sind noch vollständig. Dagegen beginnt an Hand und Fuss die Lösung der Endglieder vom Pollux (bezw. Hallux) und dem Minimus, jedoch erst bei wenigen Tieren. *Verhalten:* Es können erstmals Rufe gehört werden.

N. f. 15. PT

Integument: Der Pelz wird immer dichter, einzig der Rand der Scapha ragt noch deutlich heraus. Die längsten Schnurrhaare messen 8 mm, das lange Haar der Unterlippe 5 mm. Entlang der Hand- und Fusskanten sind die Borsten, die beim Schwimmen abgespreizt werden können, bereits deutlich ausgerichtet. Dagegen sind die ventralen unpigmentierten Schwanzhaare, die bei den adulten Tieren den für *Neomys fodiens* typischen Borstenkamm bilden, eher noch schwächer ausgebildet als die Haare der Dorsalseite. *Transitorische Verschlüsse:* Der Lid- und Ohrenverschluss sind noch vollständig. Die beginnende Zehentrennung kann nun überall beobachtet werden; sie beschränkt sich aber auf die Endphalangen.

N. f. 16. PT

Transistorische Verschlüsse: Am Lidverschluss lassen sich noch keine Veränderungen feststellen; ebenso ist auch der äussere Gehörgang durch die beiden Hautfalten gut verschlossen. Zwischen den Hautfalten zeichnen sich erste Lösungsvorgänge ab.

N. f. 17. PT

Transitorische Verschlüsse: Lid- und Ohrenverschlüsse sind noch vollständig. Die 3 mittleren Finger und Zehen sind ca. zu einem Drittel gelöst, der 5. Strahl ist oft schon ganz frei. Die Hand ist deutlich im Vorsprung.

N. f. 18. PT

Integument: Die Tiere haben nun einen langhaarigen Rücken- und Bauchpelz. Das Ohr ragt nur noch mit dem Rand der Scapha aus dem Fell. Es ist jedoch noch gut sichtbar, weil die Rückseite der Ohrmuschel im Gegensatz zum entsprechenden Waldspitzmausstadium nur ganz kurz behaart ist, so dass der Rand der Muschel von den Haaren nicht überragt wird (vergl. *Sorex araneus* 17. PT). *Sinushaare:* Die Gruppe der langen Schnurrhaare ist noch deutlich zu erkennen, das längste misst 10 mm. Die andern sind ebenfalls stark gewachsen, und bis zum Rhinarium hin überragen sie die dazwischenliegenden Körperhaare. Haarbälge mit 2 Haaren können nicht mehr gefunden werden, der Haarwechsel scheint demnach abgeschlossen. Von den Sinushaaren der Unterlippe sind vor allem die rostralen gewachsen, die Haarlänge nimmt nun nach vorn kontinulierlich ab. Die 5 Unterlippenhaare des fixierten Tieres weisen folgende Längen auf: 5 mm, 3 mm, 2½ mm, 2 mm, 1½ mm. Auf den Extremitäten ist inzwischen eine neue Haargeneration herangewachsen, jeder Hautschuppe sind nun 5 Haare zuzuordnen. Während der Borstenkamm des Schwanzes noch nicht erkennbar ist, erscheinen die Borstensäume der Extremitäten schon sehr deutlich ausgebildet. Auf den Hautfalten um die Anal- und Urogenitalöffnung spriessen zwischen den blonden Spürhaaren braun pigmentierte Spitzchen von Fellhaaren. Der Schwanzfaden fehlt; er wurde offensichtlich abgestossen.

Ohr: Die beiden Hautfalten haben sich etwas von der Unterlage abgelöst; es ist eine haarfreie Spalte entstanden, die jedoch noch nicht bis zum Meatus acusticus externus reicht. *Extremitäten:* Die Finger und Zehen sind durchschnittlich noch zu 1/3 ihrer Länge verwachsen; bei einzelnen Tieren sind die Finger bereits ganz getrennt.

N. f. 19. PT

Integument: Das längste Schnurrhaar misst 11 mm. Die kurzen Sinushaare wachsen deutlich. Am fixierten Tier ist sogar ein 6. Sinushaar in Anschluss an die 5 normalen erschienen, das sich bisher nicht von den Tasthaaren unterscheiden liess. Der Körperpelz ist länger als die Scapha und verdeckt diese fast vollständig. Die Hautfalten der Analregion sind nun mit langen Fellhaaren bedeckt. *Transitorische Verschlüsse:* Die Lider sind noch verwachsen. Die beiden Hautfalten der Ohrmuschel haben sich von der Unterlage ganz abgelöst und geben den Porus acusticus externus frei. Die Finger und Zehen sind nun alle getrennt.

N. f. 20. PT

Augen: Bei einigen Tieren ist der Lidverschluss soweit gelöst, dass einseitig Tränenflüssigkeit durchtreten kann. Andere „blinzeln" mit noch verschlossenen Lidern. *Zahnentwicklung:* Die Incisiven sind durch das Zahnfleisch hindurch

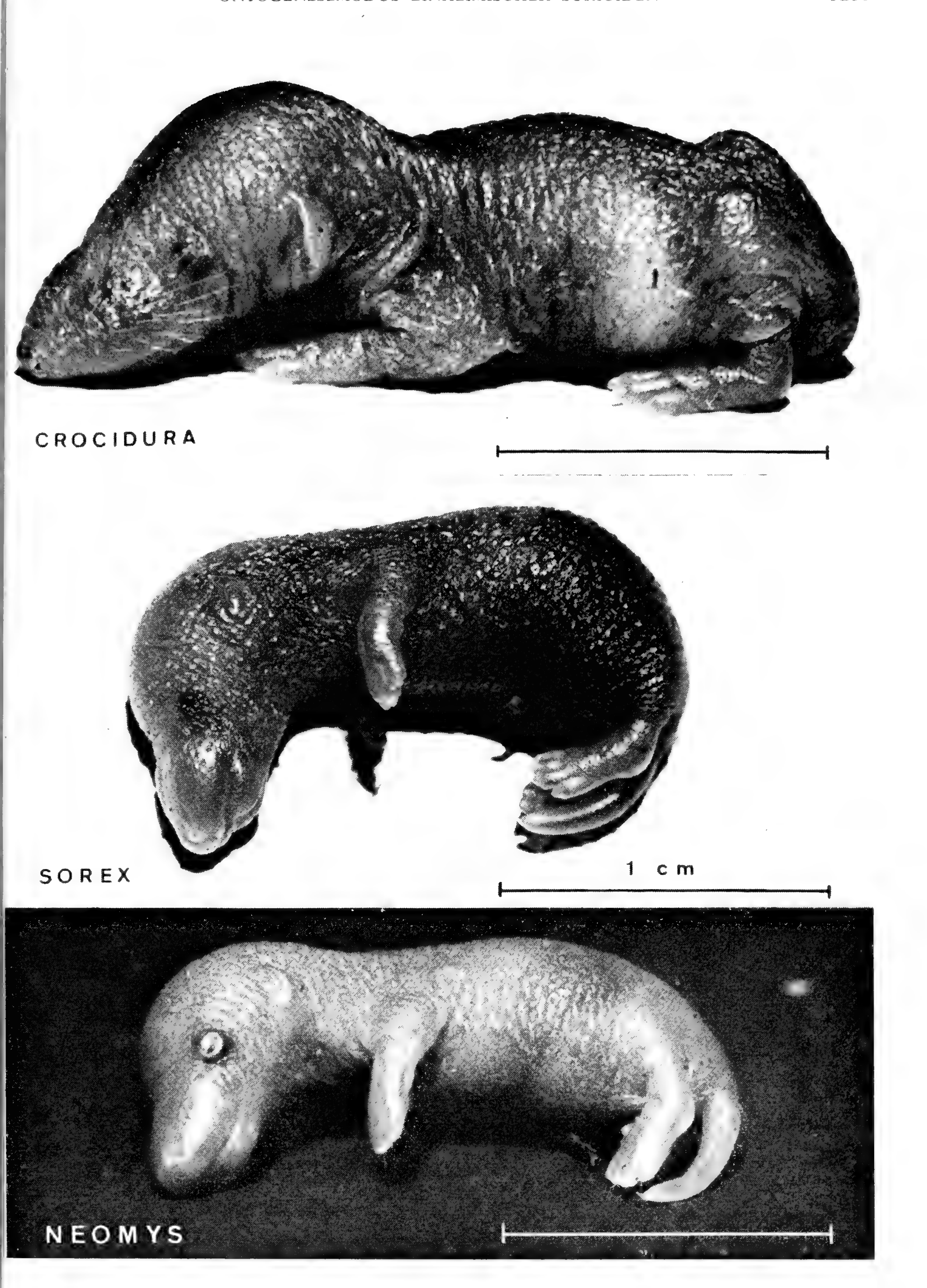
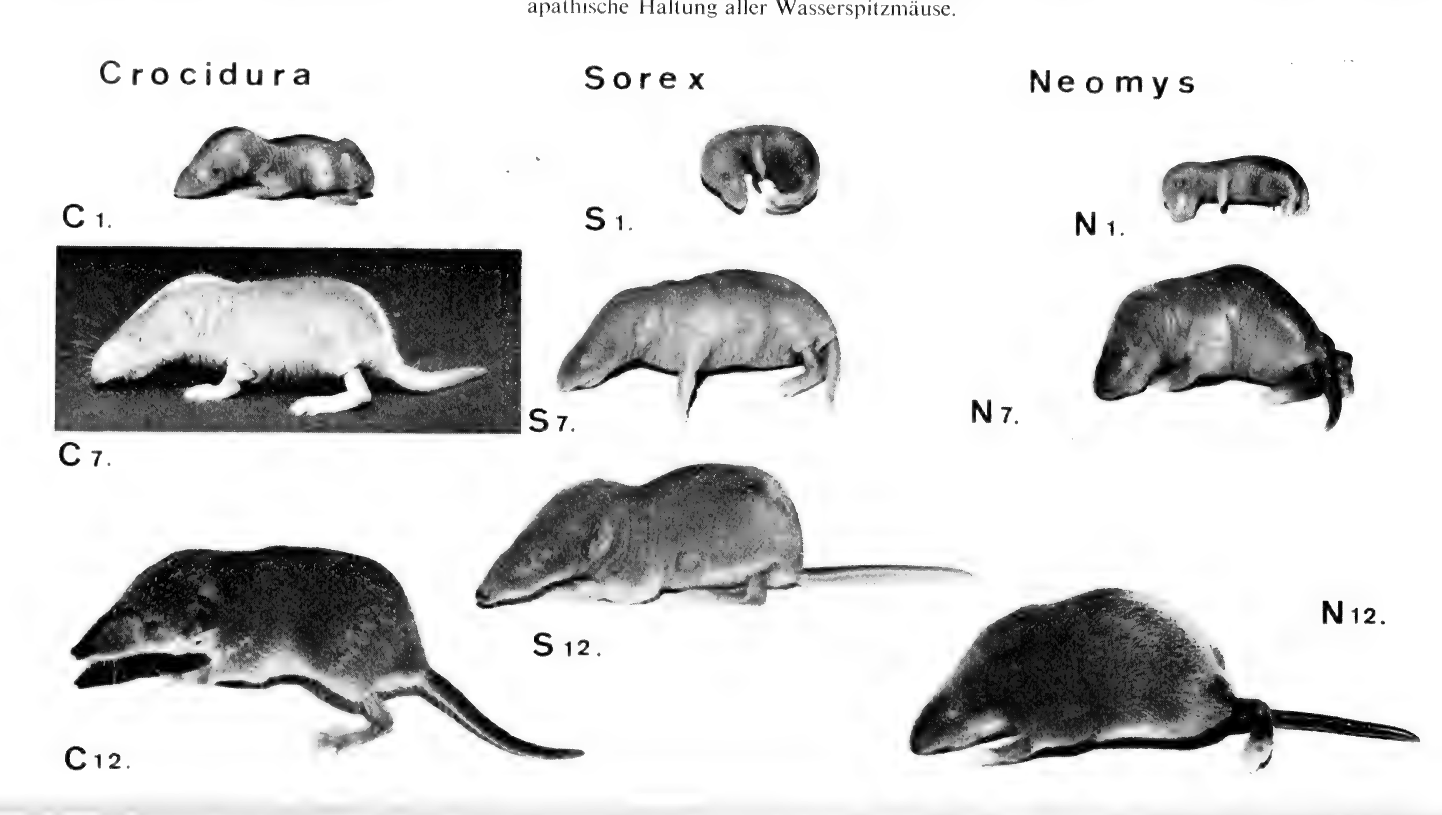


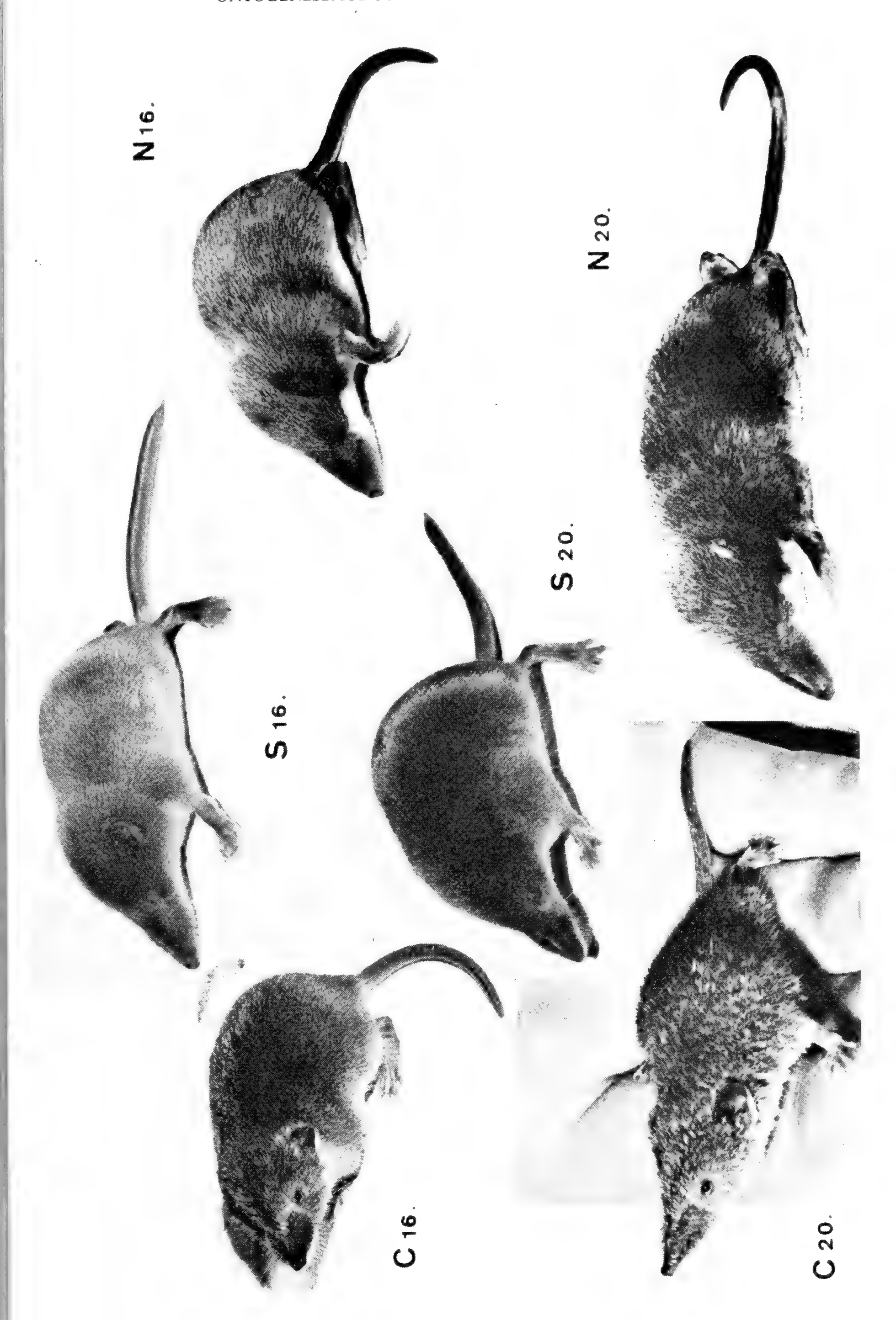
ABB. 1.

Neonate von *Crocidura russula*, *Sorex araneus* und *Neomys fodiens*.

Abb. 2.

Jugendentwicklung von *Crocidura russula*, *Sorex araneus* und *Neomys fodiens*. Die Zahlen bezeichnen das Alter in PT. Man beachte die offenen Augen bei *Crocidura* am 12. PT und die noch verschlossenen Augen bei *Sorex* und *Neomys* am 20. PT, ferner die typische apathische Haltung aller Wasserspitzmäuse.




N16.
N20.
S16.
S20.
C16.
C20.

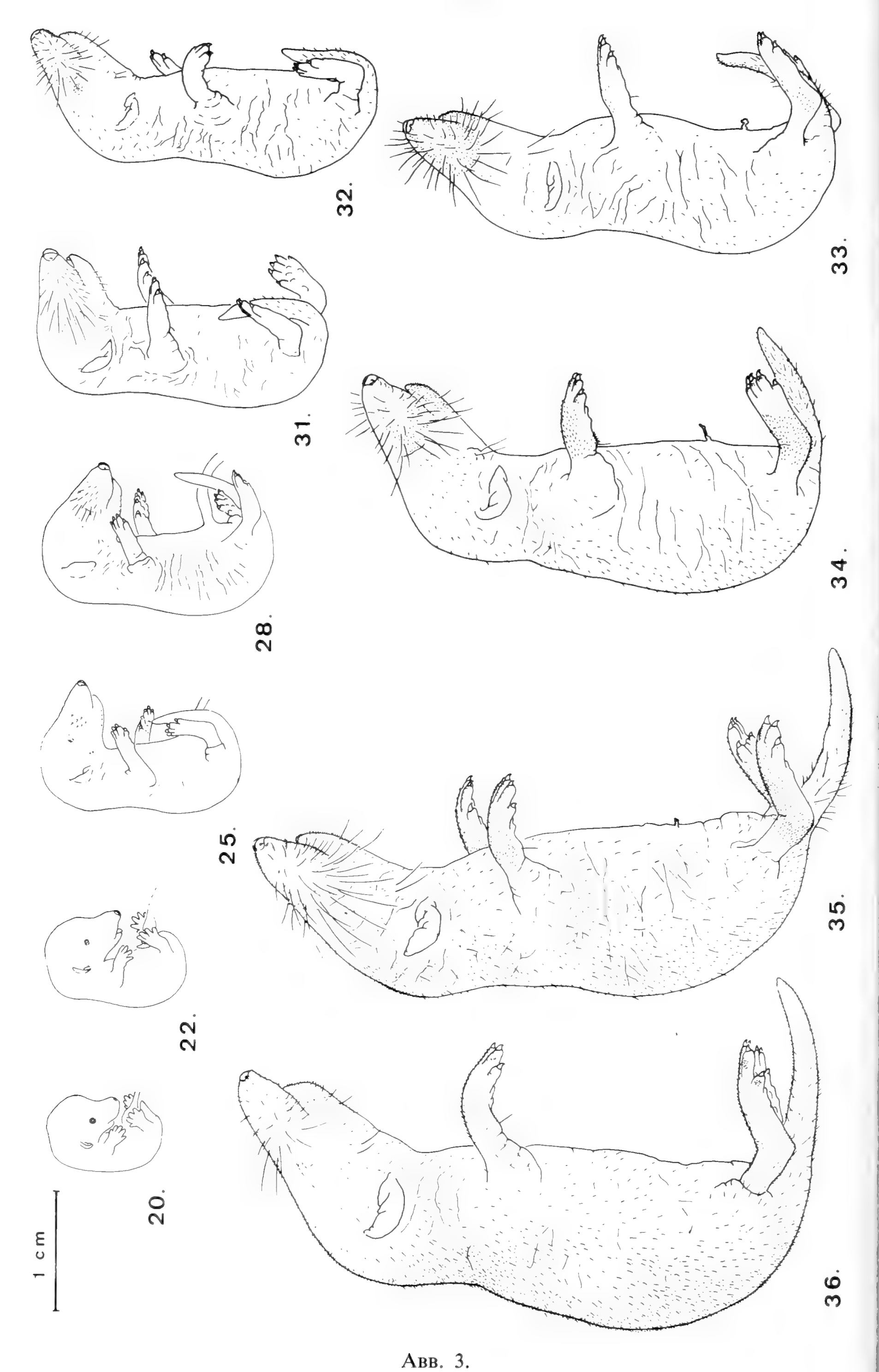


Abb. 3.

Crocidura russula: Wichtige Entwicklungsstadien um den Zeitpunk dert Geburt. Die Zahlen bezeichnen das Alter in OT.

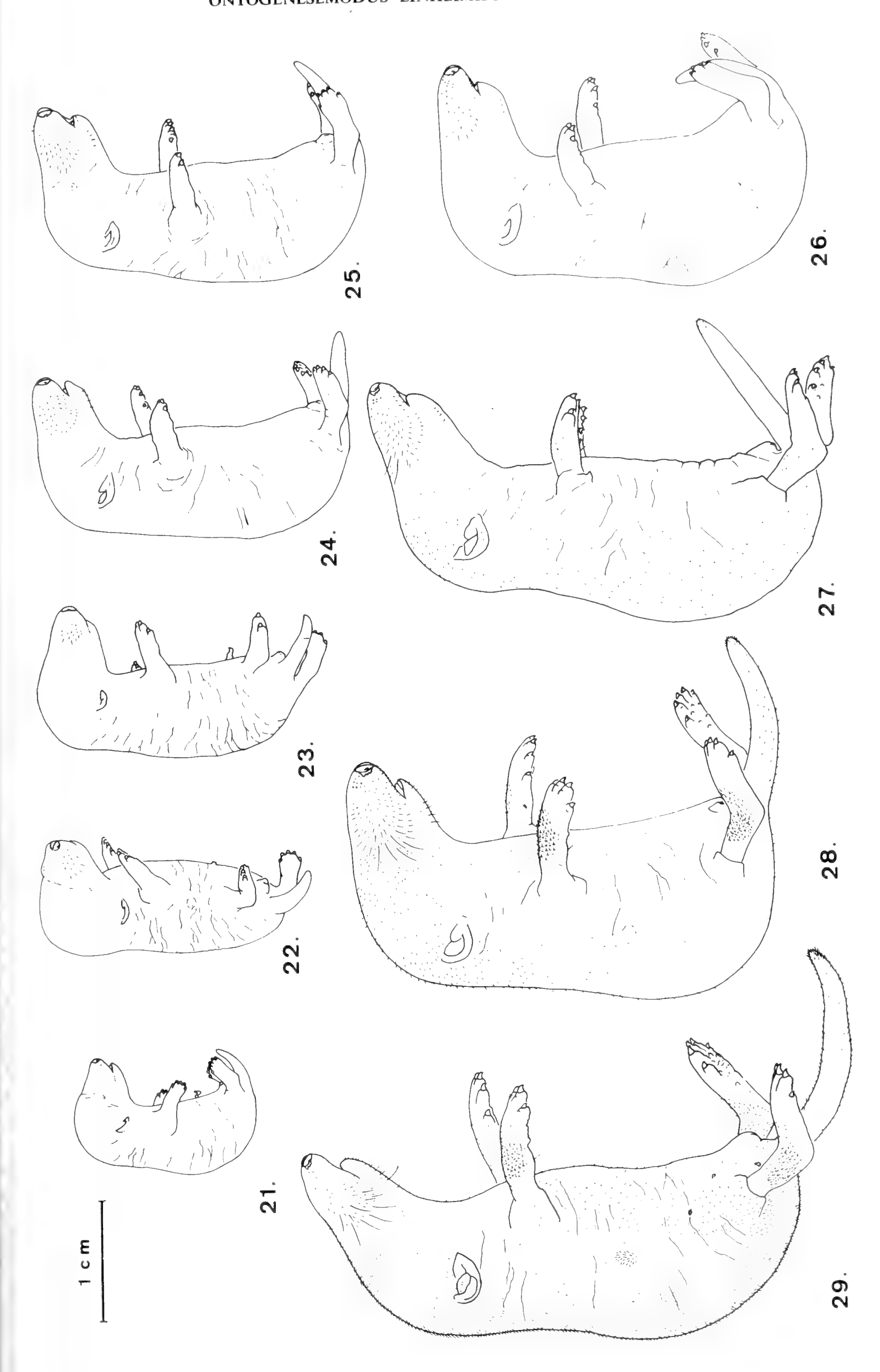


ABB. 4.

Entwicklungsstadien von *Sorex araneus :* Geburt bis 9. PT.
Die Zahlen bezeichnen das Alter in OT.

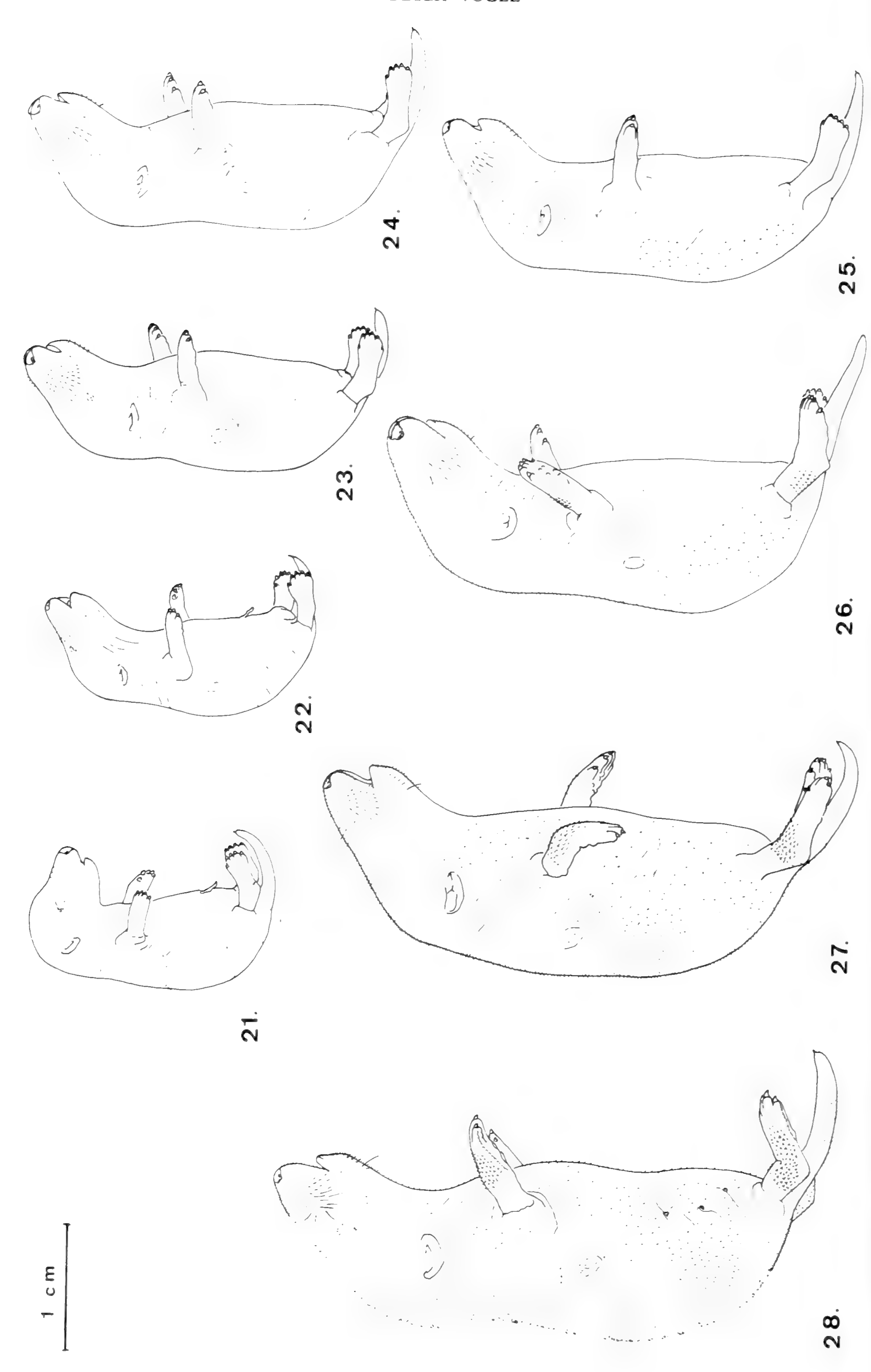


ABB. 5.

Entwicklungsstadien von *Neomys fodiens:* Geburt bis 8. PT.
Die Zahlen bezeichnen das Alter in OT.

TABELLE 1

Messwerte zur Jugendentwicklung von Crocidura russula *(in g und mm)*

Alter	Gewicht				Körperlänge				Schwanzlänge				Hinterfusslänge			
PT.	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n
1.	1,08	0,67	1,55	40	29,6	25	32	16	9,1	8	12	15	5,3	4	7	13
2.	1,3	0,8	2,1	37	32,4	24	39	29	10,0	8	13	29	6,0	5	7	30
3.	2,0	1,0	3,3	29	35,7	25	43	29	11,0	6	14	31	6,8	5	8	31
4.	2,5	1,4	3,2	23	39,3	28	47	15	12,5	8	14	20	7,5	6	8	20
5.	3,3	2,0	4,7	23	43,0	33	49	22	14,9	11	17	21	8,5	7½	10	22
6.	3,6	1,8	5,4	27	44,3	40	52	22	16,0	13	20	22	8,7	7½	10	22
7.	4,2	3,0	5,8	33	47,8	45	55	22	17,8	15	20	22	9,7	8	11	21
8.	4,5	2,9	6,0	29	49,5	40	58	20	20,0	17	23	21	10,3	8	12	18
9.	4,9	2,4	6,2	36	51,7	44	60	23	21,1	17	24	25	10,7	9½	12	25
10.	5,5	2,5	7,9	23	56,8	52	63	20	24,6	21	30	19	11,3	8	13	20
11.	6,0	5,0	8,0	20	58,5	45	67	18	26,3	21	31	17	11,7	9	13½	19
12.	6,1	5,0	8,2	16	60,7	57	71	15	28,7	24	34	14	12,3	11½	13½	15
13.	5,9	5,1	7,1	13	61,7	57	69	13	29,3	27	34	12	12,3	12	13½	13
14.	6,5	5,1	8,7	15	61,3	57	66	15	31,0	27	36	15	12,5	12	14	15
15.	6,8	5,4	7,8	13	64,4	58	68	11	32,3	29	37	12	12,4	11½	14	12
16.	6,9	5,7	9,2	11	64,1	60	68	10	34,0	30	37	12	12,9	12	14	11
17.	7,0	6,0	8,2	9	67,3	63	70	9	33,9	29	40	10	12,7	12	13½	10
18.	6,8	5,8	8,0	8	67,9	60	75	7	35,0	(24)	38	11	12,5	11	13½	11
19.	7,3	6,2	8,4	7	68,0	65	70	6	36,0	33	39	6	12,8	12	13½	6
20.	7,7	6,6	9,3	7	69,8	65	78	6	36,8	32	39	7	12,8	12	13½	7
young adult	9,8	8,0	13,3	30	74,3	70	79	30	39,1	33	44	30	12,5	12	14	30
old adult	12,3	8,4	18,3	67	78,7	73	86	67	39,7	36	44	67	12,4	11½	13½	67

TABELLE 2

Messwerte zur Jugendentwicklung von Sorex araneus *(in g und mm)*

Alter	Gewicht				Körperlänge				Schwanzlänge				Hinterfusslänge			
PT.	x̄	min.	max.	n	x̄	min.	max.	n	x̄	min.	max.	n	x̄	min.	max.	n
1.	0,47	0,40	0,70	13	21,0	20	23	6	4,4	4	5	8	3,1	2½	3½	8
2.	0,95	0,74	1,30	3	23,3	22	25	3	5,0	4	6	3	4,0	3½	4½	3
3.	1,4	0,8	2,0	2	27,0	24	30	3	5,0	5	5	5	3,7	3	5	5
4.	1,7	1,2	2,4	5	28,7	25	32	4	4,6	4	6	4	4,6	4	6	4
5.					32			1	7,5			1	4½			1
6.	2,5	2,1	2,8	7	39,5	33	42	7	9,5	7	10	7	6,3	5½	6½	7
7.	3,3	3,2	3,5	3	42,0	39	44	3	12,3	12	13	3	7,3	7	7½	3
8.	3,2	2,6	3,7	2	38,5	34	43	2	11,5	10	13	2	7,5	7	8	2
9.	5,0	5,0	5,0	2	48,0	45	51	2	17,7	17	18	2	9,5	9½	9½	2
10.	5,4	3,0	6,1	6	49,8	40	53	7	19,7	16	21	7	10,1	9	10½	7
11.	5,6	5,0	5,9	6	51,8	49	54	6	21,0	16	22	6	10,6	9½	11	6
12.	6,1	5,2	6,6	6	55,5	52	58	6	23,5	17	26	6	11,3	10	12	6
13.	6,4	5,9	6,8	5	58,0	54	64	5	26,0	21	28	6	11,7	10½	12½	6
14.	6,7	5,5	7,0	5	58,3	54	60	6	27,9	23	30	6	11,9	11	12½	6
15.	7,1	6,2	7,4	5	58,2	52	62	5	29,8	26	33	5	12,2	11	13	5
16.	7,3	6,3	7,9	5	59,2	52	62	5	31,6	26	33	5	12,3	12	12½	5
17.	7,7	6,5	8,7	6	63,2	60	68	5	33,0	27	35	6	12,5	12	13½	6
18.	7,7	7,0	8,4	5	62,5	61	65	4	32,6	28	34	5	12,5	12	13	5
19.	7,9	7,4	8,4	5	64,4	60	68	5	34,9	30	39	5	12,7	12½	13	5
20.	8,0	7,6	8,2	5	66,2	60	72	5	35,6	31	40	5	12,4	12	13	5
21.	7,9	7,7	8,2	4	68,2	65	72	4	36,0	32	41	4	12,7	12	13	4
22.	7,9	7,7	8,1	3	67,5	65	70	2	34,0	31	37	4	12,6	12	13	4
23.	7,6	7,2	7,9	2	69,0	68	70	2	35,5	35	36	2	13			1
24.	6,2			1					34			1	13			1
25.	6,2			1	69			1	36			1	13			1
adult	11,3	9,3	13,0	9	77,8	74	82	9	38,8	36	44	9	12,6	12	13	9

Alter	Gewicht				Körperlänge				Schwanzlänge				Hinterfusslänge			
PT.	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n	$\bar{x}$	min.	max.	n
1.	0,68	0,56	0,80	6	24,0	22	25	5	5,6	5	6	5	3,3	3	3½	5
2.	0,76	0,56	1,05	3	24,5	22	27	2	6,5	6	7	2	4	3½	4½	2
3.	1,3	0,9	1,8	3	25,0	23	27	2	7,5			2	4,7	4	5½	2
4.	1,8	1,6	2,0	3	33,0	31	36	3	9,5	9	10½	3	5,5	5	6	3
5.	2,5	2,3	2,8	5	38,6	38	40	5	11,3	11	12	5	6,3	6	6½	5
6.	3,0	2,2	3,6	7	39,4	37	41	7	12,6	10	13	7	6,6	6	7	7
7.	3,1	2,4	4,3	3	38,3	33	44	3	13,5	12	16	3	7,3	6½	8½	3
8.	4,7	4,0	5,0	6	44,5	43	46	6	16,8	15	18	6	8,7	8	9	6
9.	5,1	4,0	6,0	3	43,0	40	48	3	18,8	17	21	3	8,8	8	10½	3
10.	6,2	5,1	6,9	7	49,0	43	53	7	21,2	19	23	6	10,5	9	11½	7
11.	6,6	5,7	7,6	6	51,5	45	56	6	23,6	21	26	6	11,5	10	12½	6
12.	7,1	6,4	8,1	6	54,8	52	57	6	25,9	19	28	6	12,5	11	13	6
13.	7,0	6,4	8,2	4	54,5	50	61	4	26,2	21	31	3	12,1	12	12½	4
14.	7,9	7,1	9,1	6	57,7	55	60	6	30,5	26	34	6	13,9	12	15½	6
15.	8,3	7,2	9,6	5	58,5	55	64	6	32,5	27	36	6	14,5	13	15½	6
16.	9,3	7,6	10,5	4	63,0	58	67	4	37,5	31	40	4	16,1	15	17	4
17.	9,2			1	68,0	60	72	4	39,6	37	41	4	16,3	15	17	4
18.	9,9	8,1	11,7	5	67,6	65	70	5	41,4	35	45	5	17,0	15	18	5
19.	10,6	8,8	12,6	5	71,4	70	75	5	43,0	37	48	5	17,3	15	18½	5
20.	10,5	8,6	13,0	4	71,3	69	75	3	45,0	38	51	4	17,8	16	19	4
21.	11,3	9,1	14,0	4	73,8	70	75	4	48,3	42	52	4	17,9	16	19½	4
22.	12,5	10,4	14,4	3	74,3	70	78	3	50,3	45	53	3	19,0	18	19½	3
23.	12,9	10,8	15,0	3	77,7	75	80	3	51,3	45	55	3	19,3	18	20	3
24.	13,5	12,0	15,2	3	77,5	75	80	2	52,0	45	56	3	19,3	18½	20	3
25.	13,8	11,4	16,0	3	75			1	56,0	55	57	3	19,3	18	20	3
26.	14,0	11,6	16,4	2	78			1	57			1	20			1
27.	13,2	11,2	15,1	2	80			1	57			1	20			1
28.	12,7	11,0	14,3	2	80			1	58			1	20			1
29.			15,0	1	80			1	59			1	20			1
30.			14,8	1	80			1	60			1	20			1
adult	17,9	16,9	19,5	9	88,0	84	95	9	54,3	49	59	9	17,8	17	20	9

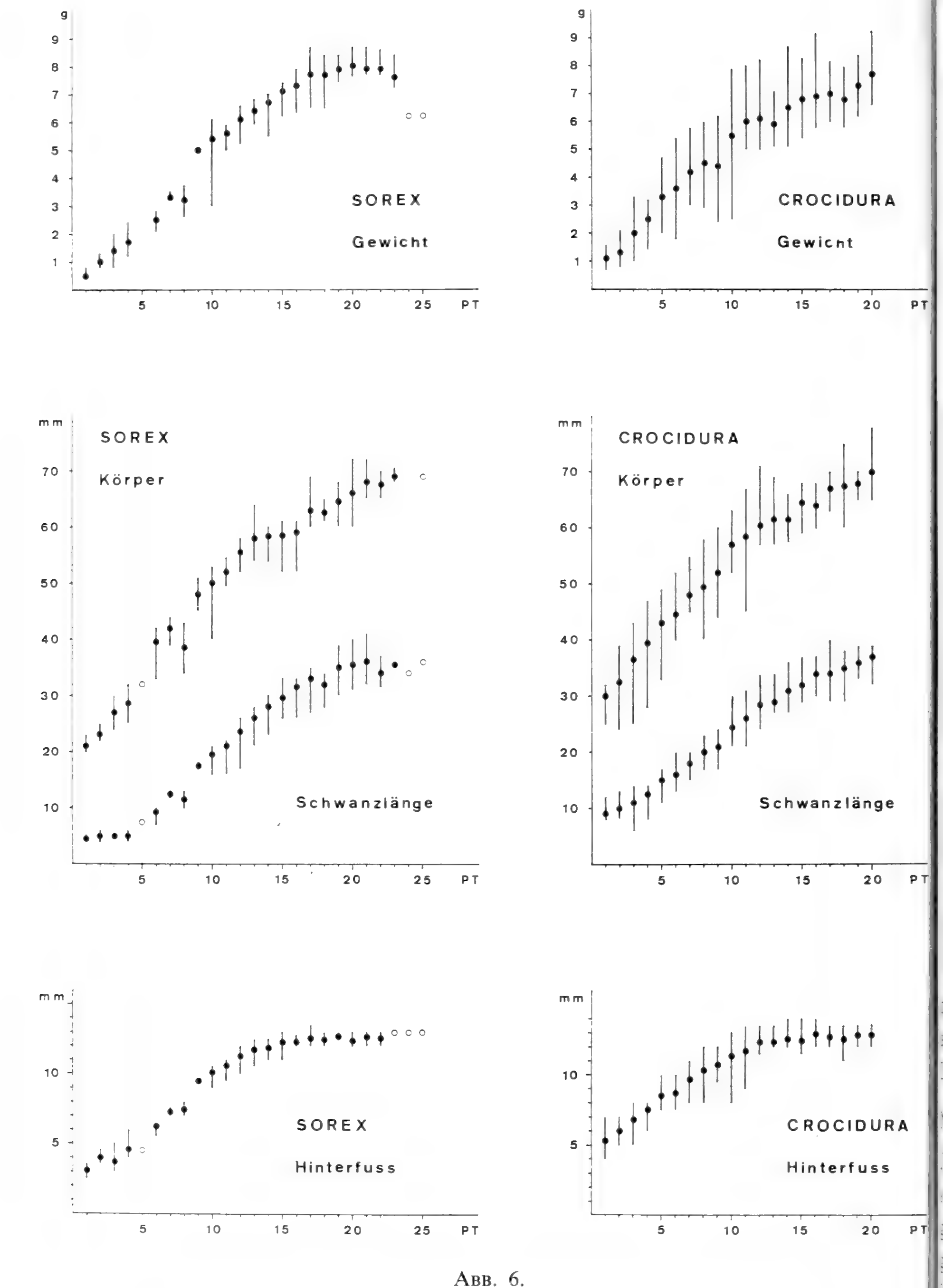


ABB. 6.

Messwerte von *Sorex araneus* und *Crocidura russula* (Durchschnitt und Variationsbreite, offene Kreise: nur ein Messwert).

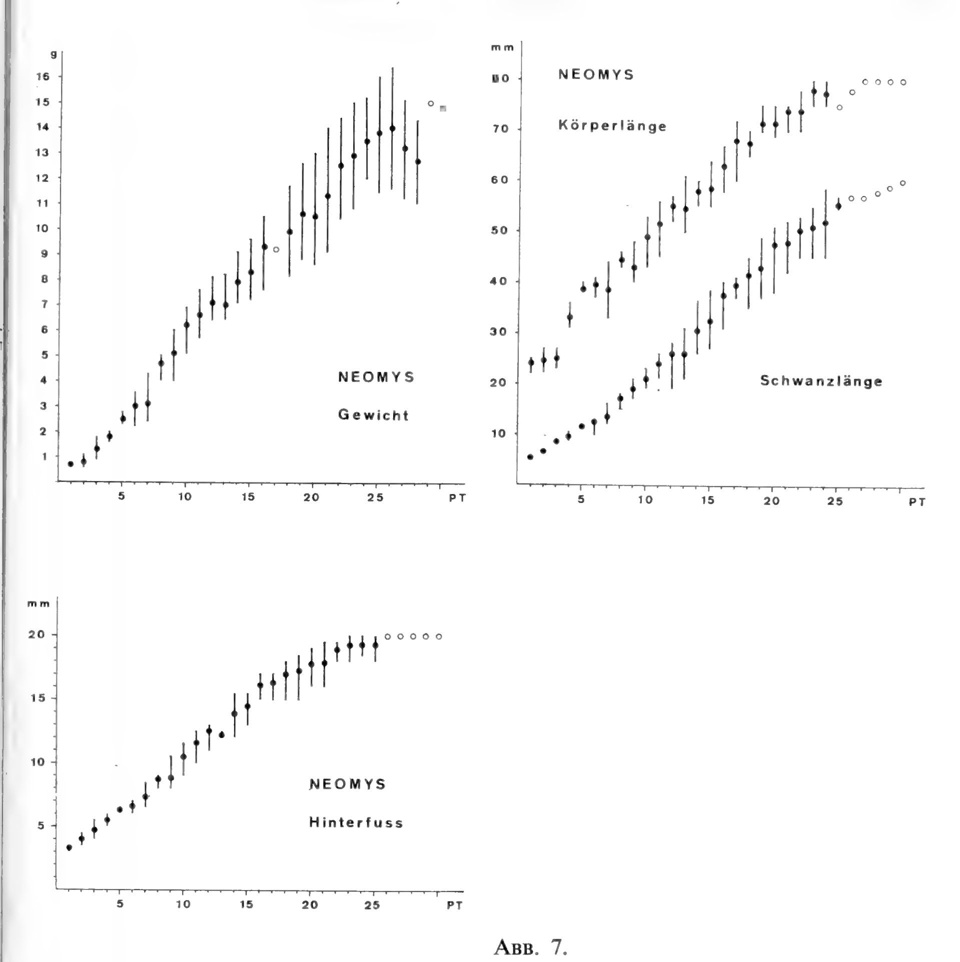


ABB. 7.

Messwerte von *Neomys fodiens* (Durchschnitt und Variationsbreite, offene Kreise: nur ein Messwert).

deutlich zu erkennen. *Verhalten:* Die Tiere sind im allgemeinen viel schreckhafter als bisher und zeigen eine starke Fluchttendenz, die offenbar auch hier mit der Lösung des Lidverschlusses korreliert ist.

N. f. 21. PT

Integument: Die längsten Schnurrhaare messen 12 mm. Die basalen Schwanzhaare sind noch immer nicht kammartig vorstehend. Sie entsprechen in ihrer Länge genau den Dorsalhaaren. *Augen:* Die Lider sind bei den meisten Tieren beidseitig getrennt, doch geben sie in vielen Fällen noch nicht das ganze Auge frei, der Lösungsprozess ist noch nicht abgeschlossen. *Verhalten:* Ein Tier droht bereits spitzmaustypisch mit aufgesperrtem Rachen.

N. f. 22. PT

Augen: Bei allen Tieren sind die Augen geöffnet. *Zahnentwicklung:* Die Fangzähne sind noch nicht durch die Gingiva hindurch gedrungen. Sie schimmern orange. Der Kot ist immer noch von hellem Grün; es ist sicher, dass die Tiere sich noch ausschliesslich von Muttermilch ernähren.

N. f. 23. PT

Zahnentwicklung: Die Zähne sind noch vollständig vom Zahnfleisch überdeckt. *Verhalten:* Die Tiere springen sehr flink.

N. f. 24. PT

Zahnentwicklung: Die Incisiven sind bereits sehr lang, sie sind aber noch nicht durchgebrochen. *Verhalten:* In 2 Würfen holt die Mutter die Jungen, die nach der Messung in den Käfig gesetzt worden sind, mit dem Nackenbiss ins Nest zurück (vergl. *Sorex* 16. PT). Auch *Neomys* kennt keine Transportmöglichkeit nach dem Karawanensystem.

N. f. 25. PT

Integument: Das längste Schnurrhaar misst 16 mm. Das längste Sinushaar der Unterlippe misst ca. 10 mm. Damit ist nahezu die Adultlänge erreicht, der weitere Zuwachs beträgt nur noch ein Geringes. Der ventrale Borstenkamm des Schwanzes ist noch immer nicht ausgebildet. *Zahnentwicklung:* Die untersten Fangzähne sind bereits sehr lang, doch jeder steckt noch in einer eigenen Zahnfleischhülle. Die Tiere haben demnach noch keine feste Nahrung aufgenommen, sobald man nämlich die Zähne mit einem harten Gegenstand berührt, reisst das darüber liegende Zahnfleisch.

N. f. 26. PT

Zahnentwicklung: Bei den meisten Tieren sind die Spitzen der vordersten Incisiven durchgestossen und liegen frei. *Verhalten:* Der Jungentransport durch die Mutter kann nicht mehr ausgelöst werden. Die Jungen sind sehr aggressiv; wenn man sie anfassen will, drohen sie mit weitgeöffnetem Maul, zwitschern und stellen sich auf die Hinterbeine oder werfen sich in Abwehrstellung auf den Rücken.

N. f. 27. PT

Zahnentwicklung: Die vordersten Incisiven liegen frei, ebenso der reisszahnförmige 2. Prämolar des Oberkiefers. Die oberen I^2 und I^3 und P^1 sind noch vom Zahnfleisch zugedeckt und zeigen graue Farbe. *Verhalten:* Ich werde zum ersten Mal von einer jungen Wasserspitzmaus gebissen. Die sonst übliche Kotabgabe beim Anfassen bleibt aus.

N. f. 28. PT

Die Zähne sind alle vollständig durch das Zahnfleisch gedrungen. Es ist anzunehmen, dass die Tiere selbständig fressen. *Verhalten:* Die Jungen sind ausserordentlich bissig. Eine Mutter stupst ihr Junges noch von hinten ins Nest!

N. f. 30. PT

Integument: Das längste Schnurrhaar misst 16 mm; es ist seit dem 25. PT kaum gewachsen. Der Borstensaum des Schwanzes ist nun deutlich in Entstehung begriffen; er wächst von der Schwanzspitze her und reicht bei diesem Stadium bis zur Schwanzmitte.

II. VERGLEICH WICHTIGER ENTWICKLUNGSSCHRITTE BEI *CROCIDURA*, *SOREX* UND *NEOMYS*

1. Problemstellung

Im beschreibenden Teil wurde deutlich, dass die Wald- und Wasserspitzmäuse offenbar in einem erstaunlich unentwickelten Zustand geboren werden, die neonate Hausspitzmaus hingegen bietet den uns vertrauten Anblick eines Nesthockers, wie wir ihn von neugeborenen Mäusen und Ratten gewohnt sind. Die Abbildung 8 vermag diese Situation deutlich zu illustrieren. Es ist klar, dass diese Differenzen mit der unterschiedlichen Dauer der Embryonalentwicklung, die bei *Sorex* und *Neomys* 20 Tage, bei *Crocidura* 30 Tage beträgt, zusammenhängen müssen. Allerdings lassen sich die exakten zeitlichen Korrelationen erst durch einen umfassenden Vergleich bestimmen.

Zur genauen Abklärung der Zusammenhänge sollen deshalb die markantesten Entwicklungsschritte der drei untersuchten Arten einander gegenübergestellt und wenn nötig durch histologische Untersuchungen ergänzt werden. Neben der Absicht, den Entwicklungsmodus der drei Arten zu charakterisieren, geht es auch darum, die bisher rein deskriptiv behandelten Fakten genauer zu analysieren und zu diskutieren, um so die Kenntnisse zur Soricidenontogenese zu vertiefen. Zur Auswertung wird das gleiche Material verwendet, das bereits dem I. Kapitel zu Grunde lag. Spezielle Methoden wie z.B. die histologische Technik werden an Ort und Stelle besprochen.

2. Transitorische Verschlüsse

Für die vergleichende Prüfung von Geburtszustand und Jugendentwicklung der Säuger haben seit jeher die transitorischen Verschlüsse eine Schlüsselstellung

eingenommen. Der wichtigste unter ihnen ist zweifellos der Lidverschluss, da sein Zustand bei der Geburt als auffälligstes Kennzeichen definitionsgemäss darüber entscheidet, ob das betreffende Tier als Nesthocker oder als Nestflüchter zu klassifizieren ist, unabhängig vom übrigen Entwicklungszustand wie z.B. der Ossifikation.

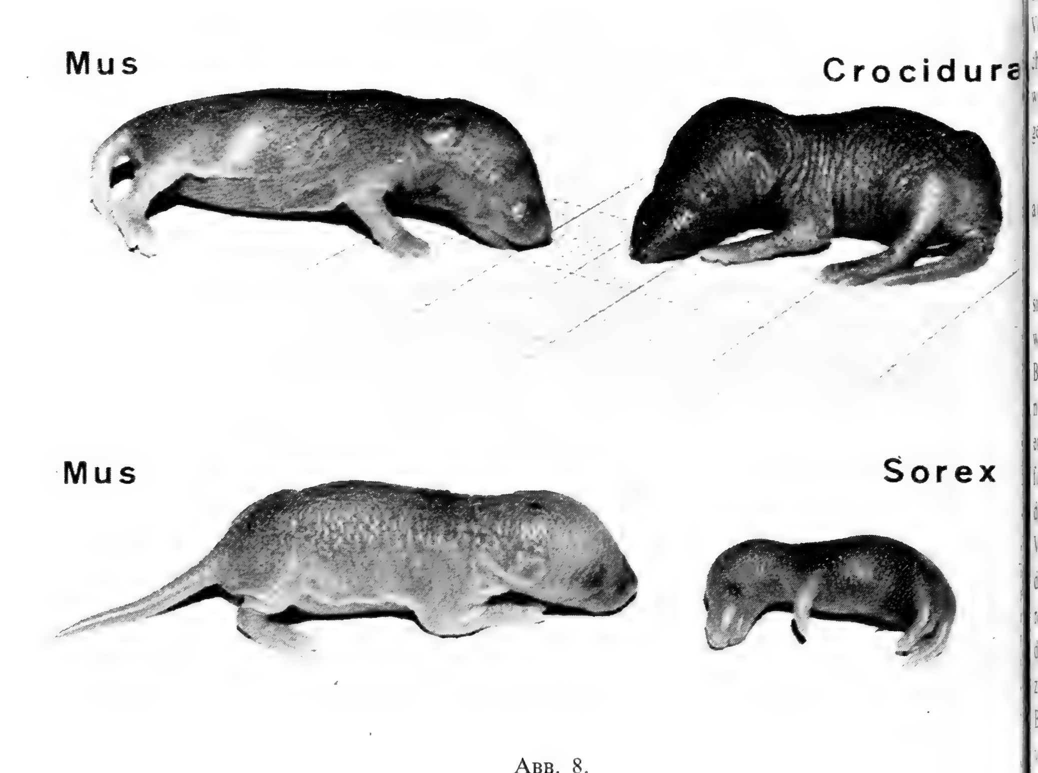


Abb. 8.

Neugeborene Haus- und Waldspitzmaus neben neugeborener Laboratoriumsmaus aufgenommen (gleicher Masstab).

Für eine grobe Kennzeichnung des Geburtszustandes mag diese Definition genügen. Es stellt sich jedoch die Frage, ob der Zeitpunkt der Lidöffnung überhaupt einem bestimmten, konstanten Entwicklungsstadium zugeordnet werden kann. Sollte es sich zeigen, dass sich die transitorischen Verschlüsse bezüglich der Gesamtentwicklung sehr variabel verhalten, dann wäre ihr Aussagewert nicht von jener Bedeutung, der ihnen oft beigemessen wird. Allerdings darf eine Überprüfung nur von solchen Formen ausgehen, die eindeutig dem Nesthockertypus angehören. Da beim Nestflüchter die transitorischen Verschlüsse ihre Funktion verloren haben, werden sie bereits intrauterin abgebaut. Bei diesen Formen sind sie demnach nur noch ontogenetische Reminiszenzen einer phylogenetischen

Rekapitulation. Es ist deshalb verständlich, dass ihre Ausbildung unter diesen Umständen nur noch mangelhaft erscheint oder früher Degeneration unterworfen ist. So tritt z.B. der für Marsupialier typische Lippenverschluss nur noch bei wenigen Eutherien auf.

In der vorliegenden Untersuchung werden deshalb zwei Gesichtpunkte besonders berücksichtigt: Als günstige äussere Merkmale sollen die transitorischen Verschlüsse mithelfen, den Ontogenesemodus der verschiedenen Arten zu charakterisieren. Ein Vergleich mit andern Entwicklungsschritten soll zeigen, welche Bedeutung diesen Verschlüssen für die Beurteilung des Entwicklungsgeschehens zukommt.

a) *Die Lippenverwachsung*

Lippenverwachsungen, die während der Ontogenese vorübergehend auftreten, sind allen neugeborenen Beuteltieren typisch. Diese besondere Mundgestaltung wurde bisher im Zusammenhang mit der speziellen Laktationssituation gesehen. Bei Eutherien war ein vorübergehender Lippenverschluss nur für wenige Arten nachgewiesen, so für das Reh von KEIBEL (1899) und für Schaf- und Rinderembryonen von WACHNITZ (1937). Der Beginn der Verwachsung geht hier ungefähr mit dem Augenverschluss einher, während die Lösung mit dem Wiederöffnen der Nasenlöcher zusammenfällt. R. WEBER (1949) versuchte, die amniotischen Verschlüsse auf Grund ihres Aufbaues unter Berücksichtigung des Periderms und der Epidermis in 3 Gruppen morphologischer Wertigkeit einzuordnen. Dabei rechnete er die partielle Verwachsung der Mundränder bei Rinderembryonen dem „primären" Verschlusstypus zu. Die Möglichkeit, dass es sich hier um einen zurückgebildeten „sekundären" Verschluss handeln könnte, wurde nicht in Betracht gezogen. Die dem „sekundären" Verschlusstyp zugehörige Lippenverwachsung der Beutler soll nach seiner Ansicht das Funktionell-Werden der primär funktionslosen Verschlüsse belegen.

MÜLLER (1968 c) hat nun versucht, den Lippenverschluss in einen andern sinnvollen Zusammenhang zu stellen: Dieser soll nämlich eine Kieferbewegung verunmöglichen und damit eine ungestörte Entwicklung des sekundären Kiefergelenkes und die Ablösung des primären Kiefergelenkes garantieren. Während bei Beuteltieren das Ende der Ablösung des primären Kiefergelenkes tatsächlich mit der Aufhebung der Lippenverwachsung zusammenfällt, ist bei den untersuchten Eutherien keine zeitliche Korrelation feststellbar, auch nicht bei *Erinaceus*, *Centetes*, *Mus*, *Felis* und *Talpa*, bei welchen diese Autorin ebenfalls embryonale Lippenverwachsungen nachweisen konnte.

Der Nachweis eines Lippenverschlusses bei Soriciden fehlte bis in die jüngste Zeit, da man sich auf die Beschreibung der Fernsinnesorgane beschränkt hatte. DRYDEN (1968) hat nun bei *Suncus murinus* dieses Faktum beachtet und beschreibt

den Mund des Neugeborenen als zu 2/3 verwachsen. Dieser Verschluss ist bis zum 5. Tag zurückgebildet.

Crocidura russula :

Die Jungen werden mit einem gut ausgebildeten Lippenverschluss geboren. Ca. 2/3 der Unterlippenlänge sind mit der Oberlippe verwachsen; das Ausmass entspricht also etwa demjenigen bei *Suncus murinus*.

Bei den Embryonen vom 20. Ontogenesetag sind die Lippenränder noch vollständig frei. Am 22. Ontogenesetag dagegen sind sie bis zur Hälfte verwachsen. Der vordere Mundabschnitt ist bei diesem Stadium noch nicht fertig ausdifferenziert; der Unterkiefer scheint in den Proportionen noch zu kurz und die Zungenspitze ragt etwas heraus. Die Verschlussphase fällt zeitlich mit dem Augenverschluss zusammen, wobei letzterer jedoch früher abgeschlossen ist. Am 25. Ontogenesetag zeigt sich die Lippenverwachsung in der vollen Ausdehnung wie bei der Geburt, doch dürfte dieser Zustand bereits ein oder zwei Tage früher erreicht worden sein.

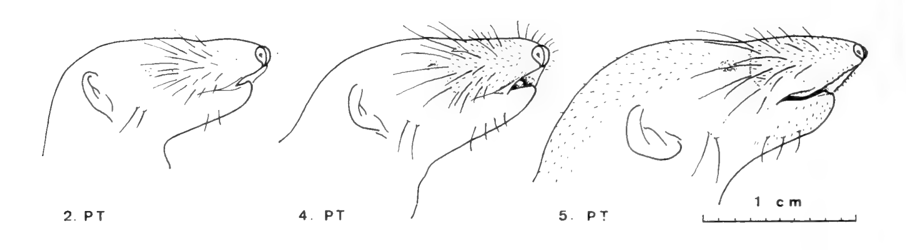


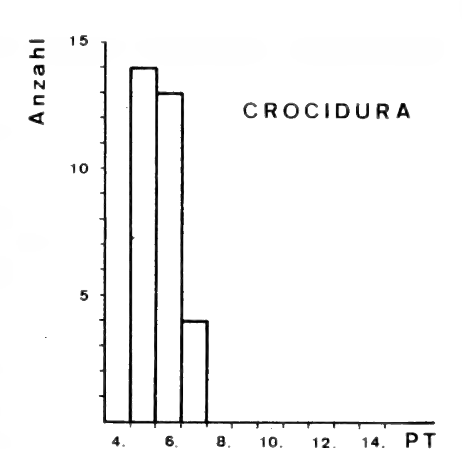
Abb. 9.

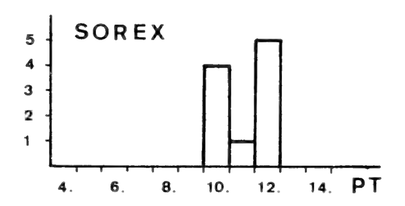
Lippenverschluss von *Crocidura russula*. Am 4. PT ist der Verschluss schwach zurückgebildet, am 5. PT ist er vollständig gelöst.

Am Neugeborenen fällt die Lippenverwachsung besonders beim häufigen Rufen auf, das ein bedeutendes Öffnen des Mundes erfordert. Dabei müssen starke Kieferbewegungen ausgeführt werden, die zeigen, dass der Lippenverschluss sich hier als eine elastische Membran erweist, die Mundbewegungen im nötigen Rahmen ohne weiteres zulässt, möglicherweise jedoch Extremsituationen verhindert. Normale Bewegungen sind demnach möglich, obschon das primäre Kiefergelenk durch den Meckelschen Knorpel mit dem Dentale noch fest verbunden ist. Ein Lippenverschluss vermag folglich niemals ein funktionstüchtiges Kiefergelenk stillzulegen. Des weiteren zeigen die Tiere, dass die Funktionstüchtigkeit des sekundären Kiefergelenkes entgegen den Vermutungen von Müller (1968 c) vor der Malleusablösung und vor der Lösung des Lippenverschlusses erreicht wird.

Die Lösung des Lippenverschlusses geht sukzessive vor sich. Am Tag vor der endgültigen Ablösung kann nur noch ein kleines Häutchen im Lippenwinkel beobachtet werden, das an fixierten Tieren nicht mehr sichtbar ist. Als Stichtag wird der Tag definiert, an dem keine Spur von einem Häutchen mehr nachweisbar ist, was eine genaue Kontrolle am Vortag voraussetzt. Der Lösungsvorgang ist beim grössten Teil der Tiere am 5. oder 6. Postembryonaltag abgeschlossen (Abb. 9/10).

Der histologische Feinbau des Lippenverschlusses und seine Lösung, die unter Ausbildung von Keratohyalingranula vor sich geht, stimmt genau mit den von Müller (1968 a) gefundenen Ergebnissen am neonaten Igel überein. Nach der Terminologie von R. Weber (1949) ist dieser Verschluss sicher dem „sekundären" Typ zuzuordnen. Das lässt die für andere Eutherien nachgewiesenen Lippenverschlüsse, die auf die Embryonalphase beschränkt sind, als rudimentäre Gebilde deuten.





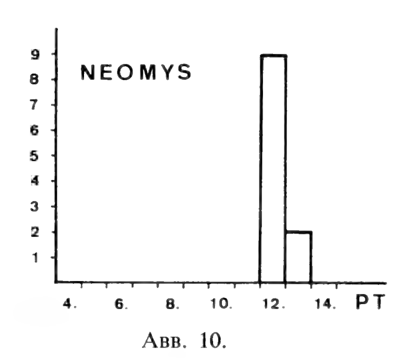


Abb. 10.

Öffnungszeitpunkt des Lippenverschlusses bezogen auf die Geburt. *Crocidura* n = 31, *Sorex* n = 10, *Neomys* n = 11.

Sorex araneus :

Die Neugeborenen dieser Art zeichnen sich durch einen sehr starken Lippenverschluss aus, der 3/4 der Mundränder betrifft. Die von mir gehaltenen Tiere erzeugten in diesem Alter keine Rufe, eine Bewegung des Unterkiefers konnte deshalb kaum beobachtet werden. Zippelius (1958) gibt allerdings an, dass bei hartem Anfassen bereits ganz junge Tiere einen Schrecklaut von sich geben, der am 8. Tag dem Drohlaut adulter Tiere ähnlich ist. Leider fehlt ein präziser Hinweis, ob die Laute wirklich schon am ersten Lebenstag auftreten. Bei meinen Tieren wurde der erste Laut am 9. Tag gehört, wobei die grosse Lautstärke ein früheres Rufvermögen wahrscheinlich macht, also auch zu einem Zeitpunkt, in

welchem der Lippenverschluss noch intakt ist. Der Mund wird vom neugeborenen Tier ganz verschlossen gehalten — im Gegensatz zum Mund des neonaten Beutlers — so dass das Fassen der Zitzen mit einer schwachen Kieferbewegung verbunden sein muss, und das zu einem Zeitpunkt, in welchem histologisch am sekundären Kiefergelenk noch keine Gelenkspalte nachgewiesen werden kann! Am 8. Tag setzt eine deutliche Lösung der Verwachsung ein, die langsam fortschreitet; sie war beim einen Wurf am 10. Tag, in andern Fällen am 11. oder 12. Tag vollzogen.

Neomys fodiens :

Der Zustand der Lippenverwachsung bei neonaten Wasserspitzmäusen ist gleich wie bei der Waldspitzmaus, er umfasst etwa 3/4 der Lippenränder. Eine deutlich Lösung des Verschlusses setzt meist am 10. Tag ein. Bei zwei Würfen war er am 12. Tag vollständig gelöst, bei einem 3. Wurf wurde dieser Zustand erst am 13. Tag erreicht. Die Verteilung der 11 kontrollierten Individuen geht aus der Abbildung 10 hervor.

Diskussion

Vergleichen wir den Lippenverschluss bei der Wald- und Wasserspitzmaus, so stellen wir eine zeitliche und morphologische Übereinstimmung fest; dagegen fällt die frühe Ablösung bei der Hausspitzmaus auf. Der zeitliche Unterschied der Ablösung, bezogen auf die Geburt, beträgt 5½ bis 6 Tage. Wenn wir als Bezugssystem den Entwicklungsbeginn einsetzen, so erfolgt im Fall der Hausspitzmaus die Ablösung am 35.—36. Ontogenesetag, für die Waldspitzmaus am 31. und die Wasserspitzmaus am 32. Ontogenesetag. In diesem Bezugssystem müsste man demnach eine etwas beschleunigte Entwicklung für *Sorex* und *Neomys* annehmen. Dies gilt auch für den Beginn der Verwachsung, der bei *Sorex* und *Neomys* mindestens 2, wahrscheinlich aber 3 Tage früher einsetzen muss, damit der Verschluss am 21. Ontogenesetag, d.h. auf den Geburtsmoment, fertig ist. Der Lippenverschluss von *Sorex* und *Neomys* stellt in seiner Ausbildung für die Eutherien etwas Einmaliges dar, wird er doch von der Waldspitzmaus beinahe während der ersten Hälfte der Jugendentwicklung beibehalten. Er dürfte in einer derart guten postnatalen Ausbildung nur noch bei andern Vertretern der Soricoidea gefunden werden. Sein verhältnismässig langes Vorhandensein bietet ein weiteres Indiz zum besonders primitiven Geburtszustand dieser Gattungen.

Trotz dieser günstigen Voraussetzung ist es nicht möglich, die Diskussion um die Funktion befriedigend zu klären. Es fällt auf, dass trotz des Lippenverschlusses bei allen drei Arten eine Kieferbewegung möglich ist, obwohl das primäre Kiefergelenk noch fest mit dem Dentale verbunden ist. Die Ablösung des Meckelschen Knorpels erfolgt bei allen Arten erst 2—3 Tage *nach* der vollständigen Rückbildung des Lippenverschlusses. Dieses widerspricht der Ansicht

von MÜLLER (1968 c), welche postuliert, dass bis zur Ablösung des Malleus das Kiefergelenk durch einen Lippen- oder Wangenverschluss blockiert werden muss: „Dass eine Kieferbewegung durch die Lippenverwachsung verunmöglicht wird, haben wir bereits gezeigt und auf den wichtigen Umstand hingewiesen, dass die Stilllegung der Kiefer bis zur Verselbständigung des Articulare bestehen bleibt. Wir schliessen daraus, dass der Funktionsbeginn des SKG (sekundäres Kiefergelenk) mit der Ablösung des Malleus zusammenfällt." Zur Stützung ihrer Hypothese beruft sich die Autorin auf die Ergebnisse von PRECHTL und SCHLEIDT (1950/51) welche zwei Saugmodi unterschieden haben, das ontogenetisch früher auftretende Pumpsaugen und das später auftretende Lecksaugen. Für das Pumpsaugen gibt MÜLLER folgende Beschreibung: „Bei dem von ihnen als Pumpsaugen bezeichneten Modus wird die tief ins Maul genommene Zitze mit beiden Lippen fest umschlossen. Perioden von rasch erfolgenden Saugbewegungen werden durch kurze Pausen geschieden. Aktiver Teil scheint beim Trinken nur die Zunge zu sein, da die Kiefer ruhig stehen und ausschliesslich Bewegungen des Mundbodens und Schluckens zu beobachten sind." Anschliessend wird eine Tabelle angeführt, in der 9 der 11 Beispiele (alle ausser den Marsupialiern) von den erwähnten Autoren stammen; sie soll zeigen, dass das Pumpsaugen für Nesthocker typisch ist, das Lecksaugen für Übergangsformen und Nestflüchter wie z.B. *Cavia cobaya.*

PRECHTL und SCHLEIDT (1950/51) lesen sich im Original jedoch ganz anders. Das Pumpsaugen wird zwar für die gleichen Arten angeführt wie bei MÜLLER, d.h. für Maus, Ratte, Katze und Mensch, wobei dieser Pumpmodus allerdings anders funktioniert, als dies von MÜLLER angegeben wird. Er ist für nackte, blinde Gelbhalsmäuse (*Apodemus flavicollis*) beschrieben: „Von diesem Suchautomatismus unabhängig, treten vor allem bei hungrigen Tieren spontane Saugbewegungen auf, das ist rhytmisches Heben und Senken des Unterkiefers (vielleicht auch Bewegungen der Zunge ?)." Die Bewegung der Zunge wurde von den Autoren mit Fragezeichen versehen und ist demnach durchaus nicht bewiesen, während die Kieferbewegungen das Pumpsaugen geradezu charakterisieren. Demgegenüber wird der Saugmodus für das Meerschweinchen als Lecksaugen bezeichnet und wie folgt beschrieben: „Die Zitze wurde sehr tief ins Maul zwischen die schon sehr kräftigen Schneidezähne genommen und von den Lippen umfasst. Das Saugen erfolgte in sehr raschen, aus 3—7 Saugbewegungen bestehenden Perioden, die durch 1—2 sec dauernde Pausen geschieden waren. Aktiver Teil scheint beim Trinken nur die Zunge zu sein, da die Kiefer dabei ruhig standen und ausschliesslich Bewegungen des Mundbodens und Schluckens zu sehen waren." Diese Angaben von PRECHTL und SCHLEIDT beweisen also just das Gegenteil dessen, was MÜLLER zu demonstrieren suchte: Der Saugmodus der typischen Nesthocker erfordert eine Bewegung der noch unfertigen doppelten Kiefergelenkung, statt diese zu verhindern. Dass mit dem Pumpsaugen eine typische Kieferbewegung verbunden ist, beobachte auch FRANK (1952) an

jungen Eichhörnchen. Diese Ergebnisse, ergänzt durch die vorliegenden Beobachtungen an Soriciden, zeigen, dass die Theorie von MÜLLER von dieser Seite her keine Unterstützung findet und dass die richtige funktionelle Deutung des Lippenverschlusses unter den dargebotenen Hypothesen noch keineswegs fest liegt.

Es stellt sich die Frage, ob bei der bisherigen Diskussion um die Funktionstüchtigkeit dieses Doppelgelenkes der Unterkiefer und der Meckelsche Knorpel nicht zu sehr als starre Einheit betrachtet worden sind. Überlegungen, wie sie in bezug auf diarthognathe fossile Adultformen gemacht worden sind, dürfen nicht einfach auf Ontogenesestadien übertragen werden. Während eine Bewegung des Unterkiefers im Dentale-Squamosum-Gelenk auch ohne fertige Gelenkspalten möglich ist, scheint mir für diese Ontogeneseformen auch die Verbiegung des Meckelschen Knorpels oder gar eine Bewegung mitsamt dem Incus keineswegs ausgeschlossen. Für diese Interpretation spricht auch die Tatsache, dass der anatomische Bau des Gelenkes zwischen Hammer und Amboss eine Kieferbewegung von beobachtetem Ausmass kaum zulassen würde. Man darf in diesem Zusammenhang nicht vergessen, dass die an diesen Entwicklungsstadien gefundenen Verhältnisse nicht reine Rekapitulation der Ausschaltung des primären Kiefergelenkes darstellen. Die gesamte ontogenetische Ausbildung steht bei diesen rezenten Formen bereits im Zeichen der zukünftigen ausschliesslichen Funktion der Schallübertragung. Dies geht auch aus der Arbeit von TUMARKIN (1968) hervor, der für die phylogenetischen Vorgänge der Kiefergelenkablösung eine sehr plausible Erklärung fand. Nach diesem Autor wurde der Quadratum-Articulare-Komplex nicht sekundär in ein bereits kompliziertes Gehörorgan aufgenommen, dessen Schalleitung vorerst allein über einen Stapes erfolgt war (typisch für alle Archosauria), vielmehr diente der Unterkiefer bereits vor der Abgliederung des primären Kiefergelenkes als Schalleiter. Die Gehörknöchelkette der Säuger wäre demnach durch direkte kontinuierliche Spezialisierung entstanden; die Ablösung von Quadratum und Articulare stand folglich von vornherein im Dienste des Gehörsinnes. Künftige Untersuchungen im Zusammenhang mit dem Kiefergelenk werden diesen Gesichtpunkt berücksichtigen müssen.

Da entscheidende Argumente gegen eine Gelenkblockierung durch den Lippenverschluss sprechen, anderseits jedoch dieser Verschluss bei den Eutherien nicht (mehr ?) wie bei den Marsupialia zur Anheftung der Jungen an die Zitzen dient, stellt sich erneut die Frage nach der Funktion. Es soll deshalb zu den bestehenden Hypothesen noch eine weitere zur genauen Überprüfung vorgeschlagen werden. Beim ontogenetisch früher auftretenden „Pumpsaugen" müssen mit dem Mund gleichzeitig zwei entgegengesetzte Bewegungen ausgeführt werden: Während der Kiefer sich rhythmisch hebt und senkt, sollten die Lippenränder seitlich dicht zusammengepresst werden. Diese gegenläufigen Bewegungen könnten sich unter Umständen gegenseitig stören. Bei verwachsenen Lippenrändern kann jedoch auf das aktive Zusammenpressen der Lippen verzichtet

werden. Bei dieser Interpretation wird auch klar, weshalb der Lippenverschluss bei den Muriden nur noch embryonal angedeutet wird: Im Gegensatz zu den Insektivoren ist die Mundspalte bei ihnen nur sehr klein; die Wange, die bis weit nach vorne reicht, bildet bereits einen primären seitlichen Verschluss, der das Pumpsaugen auf entsprechende Weise erleichtert. Diese Wangenbildung ist natürlich ebenso elastisch wie der Lippenverschluss und kann deshalb als Gelenkblockierung ebenfalls nicht in Frage kommen. Für das von Prechtl und Schleidt (1950/51) beschriebene Lecksaugen, das ontogenetisch später auftritt, ist ein Lippenverschluss nicht mehr nötig. Dies erklärt auch, weshalb dieser Verschluss nur noch bei wenigen Eutherien ausgebildet wird.

Definitive Schlüsse können noch nicht gezogen werden. Möglicherweise bieten jedoch gerade die Verschlüsse bei *Sorex* und *Neomys* die Voraussetzung, um die funktionelle Bedeutung der Lippenverwachsung experimentell abzuklären

b) *Die Finger- und Zehenverwachsung*

Die sekundäre Verwachsung der Finger und Zehen nimmt unter den transitorischen Verschlüssen eine ähnliche Stellung wie die Lippenverwachsung ein: Sie muss nicht einem sich entwickelnden Organ das feuchte Milieu garantieren. Über die eigentliche Funktion ist jedoch nichts bekannt. Dass es sich nicht um zufällige Orimente im Sinne von Webers „primären“ (afunktionellen) Verschlusstypen handelt (R. Weber, 1949), geht aus der Tatsache hervor, dass die Verwachsung nur bei Nesthockern gefunden werden kann, bei Nestflüchtern jedoch auch embryonal nicht mehr nachweisbar ist. Dieterlen (1963) schreibt dazu: „Das Verwachsen von Fingern und Zehen scheint bei Nesthockern für die ersten Lebenstage einen Anpassungswert zu besitzen.“ Möglicherweise wird eine funktionelle Deutung unter Berücksichtigung der Skelett- und Integumententwicklung möglich.

Die sekundäre Finger- und Zehenverwachsung ist nur bei wenig systematischen Einheiten beobachtet worden. Zahlreiche Beispiele finden sich unter den *Myomorpha*: *Mus musculus, Rattus norvegicus* (Henneberg, 1937), *Clethrionomys glareolus* (Mazak, 1962), *Mesocricetus auratus*, *Microtus arvalis* und *Meriones shawi*. Nicht ganz abgeklärt ist dieser Verschluss bei der Birkenmaus, *Sicista betulina*. Pucek (1958) schreibt vom 2. Postembryonaltag: „ ... die Zehen sind deutlich voneinander abgeteilt, ...“. Die leider schlecht reproduzierten Fotos vermitteln jedoch den Eindruck von verwachsenen Zehen. Das einzig sichere Gegenbeispiel unter den Mäusen bildet die Gattung *Acomys*, deren Junge als Nestflüchter geboren werden. Ein Zehenverschluss ist hier auch embryonal nicht nachweisbar (Dieterlen, 1961). Die zweite Unterordnung der Rodentia, die vorwiegend Nesthocker aufweist, ist die der *Sciuromorpha*. Neugeborene Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*) wurden von Frank (1952) beschrieben; sie hatten postnatal keine verwachsenen Finger und Zehen. Dieser Verschluss tritt auch

beim Ziesel (*Citellus citellus*) während der gesamten Ontogenese nie auf (VÖLKER, 1922). Es besteht die Möglichkeit, dass dieser Verschluss unter den Nagern nur den *Myomorpha* zukommt.

Für die Insektivoren existieren nur spärliche Nachweise, die sich auf die Familie der Soriciden beschränken. BLOSSOM (1932) beschreibt die Finger- und Zehenverwachsung für neonate *Sorex cinereus* HAMILTON; (1944) dagegen schreibt von *Cryptotis parva*: „The toes were all separated with small but distinct claws." Die beigefügte Abbildung zeigt jedoch eindeutig verwachsene Zehen. Für *Suncus murinus* berichtet DRYDEN (1968), dass die Finger bis zur Hälfte verwachsen sind. Ihre Lösung erfolgte am 6. oder 7. Postembryonaltag.

Crocidura russula:

Die Zehenverwachsung muss bei der Hausspitzmaus am 23. Ontogenesetag erfolgen. Am 22. Tag fehlt noch jedes Anzeichen einer Verwachsung, also zu einer Zeit, da der Lidverschluss intensiv in Entstehung begriffen ist. Am 25. Ontogenesetag sind die Zehen verwachsen. Der Vorgang geht demnach in gleicher Reihenfolge wie bei Rattus vor sich. Dort beginnen sich nach 17 Embryonaltagen die Augen zu verschliessen, während die Finger und Zehen noch frei sind. Bereits ein Tag später ist jedoch die Zehenverwachsung vollständig (HENNEBERG, 1937). Dieser Vorgang fällt damit zeitlich in die Periode der allgemeinen transitorischen Verschlussbildung.

Bei der Geburt sind Finger und Zehen verwachsen, jedoch nicht bis zur Nagelanlage, sondern nur bis zur Basis der Endphalanx. Ein distaler Teil bleibt demnach immer frei. Der Lösungsvorgang beginnt bald nach der Geburt und benötigt 3—5 Tage. Er beginnt beim 1. und 5. Strahl und setzt bei der Hand etwas früher ein als beim Fuss. Am folgenden Tag sind der 1. und 5. Strahl meistens bis zur Hälfte abgetrennt, während die 3 Innenstrahlen erste Anzeichen einer Trennung aufweisen. Am 3. Tag der Ablösung sind der erste und letzte Strahl meistens ganz abgetrennt, die 3 inneren dagegen sind noch zu 1/3 bis 2/3 ihrer Länge verbunden. Die vollständige Ablösung (Stichtag) wird erst am nächsten Tag erreicht.

Die früheste Ablösung wurde am 6. Postembryonaltag beobachtet, die späteste bei einem extrem unterernährten Wurf am 10. PT. Aus der Abbildung 11 ist ersichtlich, dass der Lösungsprozess normalerweise am 7. oder 8. PT abgeschlossen ist. Die vollständige Trennung kann nur am lebenden Tier genau beobachtet werden, ist sie noch nicht ganz abgeschlossen, spannt sich im Winkel zwischen den Zehen eine schwimmhautähnliche Membran aus, die an fixierten Tieren bei der Kontrolle sofort reisst.

Der histologische Lösungsprozess erfolgt auf sehr einfache Weise durch Verhornung (Abb. 12). Bevor die Zellen definitiv verhornen, nehmen sie eine längliche Gestalt an und bilden sehr viele kleine Keratohyalingranula. Gleich-

zeitig erfolgt auch die Degeneration des Zellkerns. Dieser Vorgang unterscheidet sich durch nichts von der Verhornung der normalen Epidermis. Die Keratohyalingranula sind von der Grösse, wie sie beim gleichen Tier im normalen Stratum granulosum anzutreffen sind; ihr Durchmesser beträgt weniger als 0,001 mm.

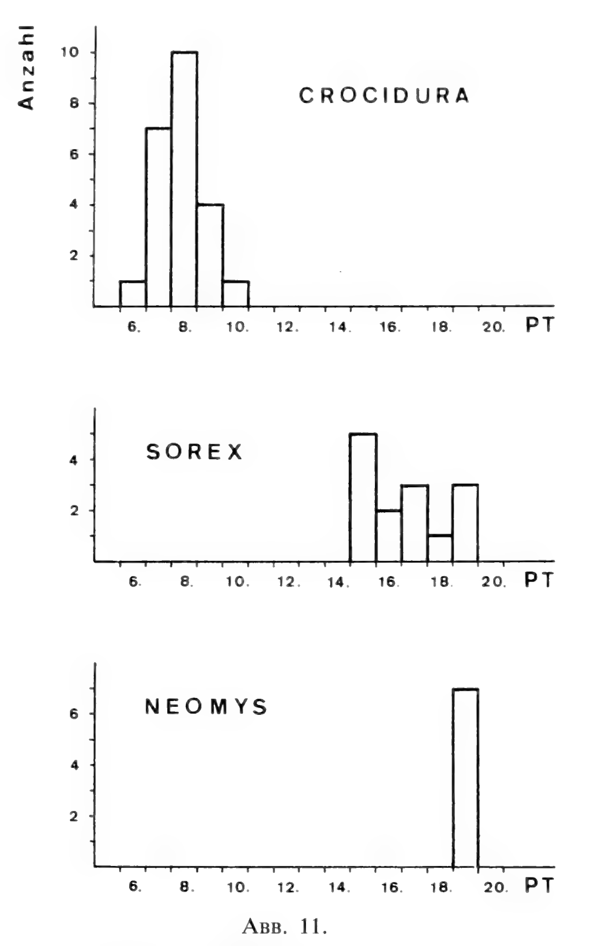


ABB. 11.
Zeitpunkt der Lösung der Zehenverwachsung bei *Crocidura* (n = 22), *Sorex* (n = 14) und *Neomys* (n= 7).

Im Lippen-, Augen- und Ohrverschluss dagegen sind die Keratohyalingranula deutlich grösser, jedoch nirgends von der bedeutenden Ausbildung, wie sie für *Sorex* und *Neomys* typisch ist.

Sorex araneus :

Die sekundäre Finger- und Zehenverwachsung muss spätestens am 20. Ontogenesetag erfolgen, denn im Geburtsmoment am 21. Tag ist der Verschluss

vollständig und reicht bis fast zur Fingerspitze. Einzig die Nagelanlagen bleiben getrennt. In diesem Zustand sieht die Hand dem embryonalen Palettenstadium ähnlich. Während sich Hand und Fuss weiter ausdifferenzieren (es werden die Krallen ausgebildet, und auf der Dorsalseite setzt starkes Haarwachstum ein), bleiben die Finger und Zehen noch lange verwachsen. Erste deutliche Anzeichen einer baldigen Lösung treten am 12. und 13. Postembryonaltag auf. Der Vorgang dauert 4—6 Tage; er war bei 4 Würfen vom 15. bis zum 19. PT abgeschlossen. Der Durchschnitt liegt bei 16,6 wobei der 17. Tag etwa die Mitte der Variationsbreite darstellt (Abb. 11).

Neomys fodiens :

Die Finger- und Zehenverwachsung neonater Wasserspitzmäuse zeigt die gleiche Ausgestaltung wie bei *Sorex*. Der Lösungsvorgang setzt etwas später ein, d.h. am 14.—16. PT. Bei allen 7 beobachteten Tieren waren die Verwachsungen am 19. Tag ganz aufgehoben.

Der Aspekt des histologischen Lösungsprozesses ist bei der Wald- und Wasserspitzmaus deutlich von jenem der Hausspitzmaus verschieden. Die Verschlussnaht wird zwar ebenfalls innerhalb der verhornten Epidermisschicht getrennt, doch finden sich in der Vorstufe zur Verhornung keine Zellen, die mit kleinen Keratohyalingranula angefüllt sind. Bei diesen Arten scheint sich das Keratohyalin um ein bis zwei Zentren pro Zelle anzulagern (oder in ein bis zwei Vakuolen abzusondern ?). Bis zur endgültigen Verhornung haben diese Keratohyalinkonkremente oft eine Länge von 0,02 mm erreicht. Sie erscheinen in der Azanfärbung dunkelrot, in der Ladewigfärbung schwarz. Verhornte Zellen färben sich mit Azan ebenfalls rot, mit Ladewig dagegen gelblichbraun.

Die Lösung durch Verhornung unter vorausgehender Bildung von grossen Keratohyalinschollen ist für alle untersuchten epithelialen Verschlüsse bei der Wald- und Wasserspitzmaus typisch. Beim Ohrverschluss kommt dann allerdings noch die Beteiligung der Haare dazu. Da die Extremitäten der Wald- und Wasserspitzmäuse bereits lange vor der Trennung der Zehen stark behaart sind, stellt sich die Frage, warum diese Behaarung den Verschluss nicht stört oder gar vorzeitig auflöst. Ein flacher Schnitt durch die Hand zeigt, dass die Haare, solange die Finger verwachsen sind, nur dorsal und ventral der Verwachsung die Epidermis durchstossen, was durch eine ganz bestimmte Haarstellung erreicht wird (Abb. 12).

Diskussion

Während *Crocidura russula* einen Zehenverschluss zeigt, der durchaus mit dem der Muriden vergleichbar ist (bei *Mus musculus* findet die Ablösung am 6. PT statt), finden wir den Verschluss bei den untersuchten Soricinae noch am 15. Tag nach der Geburt, obschon das Integument an Händen und Füssen sehr weit ausdifferenziert ist. Die Entwicklung erscheint deshalb vollständig disharmonisch

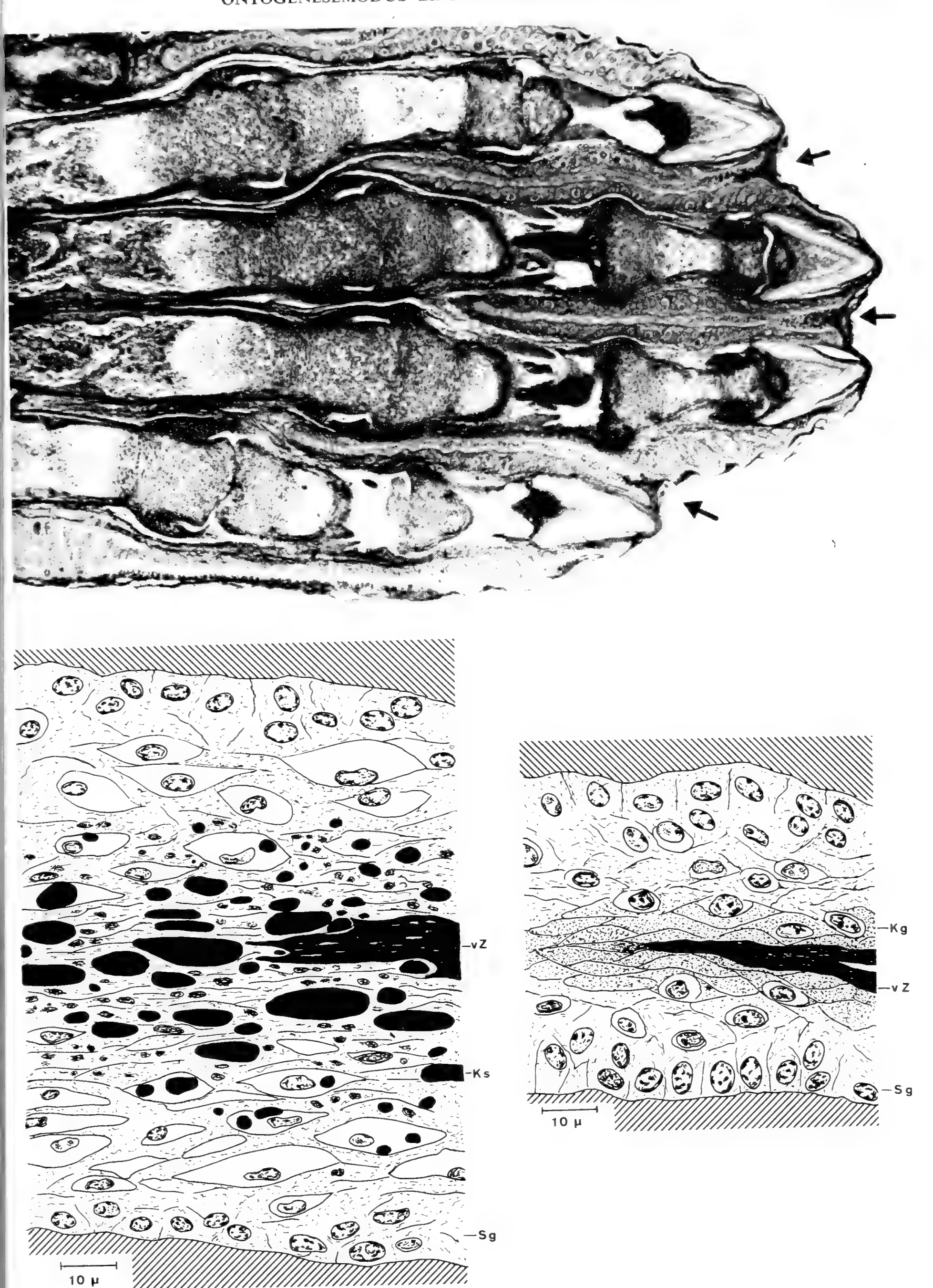


ABB. 12.

Verwachsung der Finger bei Soriciden. Oben: Hand von *Neomys fodiens* am 10. PT (Azan), Links: Histologischer Aspekt der Verhornung in der Verwachsungsnaht bei *Sorex araneus* am 35. OT; rechts: die entsprechende Stelle bei *Crocidura russula* am 35. OT. Kg Keratohyalingranula, Ks Keratohyalinschollen, Sg Stratum germinativum, vZ verhornte Zellen.

zu verlaufen. Bezieht man den Lösungsvorgang jedoch auf das ontogenetische Alter zeigt es sich, dass er sich bei allen 3 Arten erstaunlich synchron um den 38. Ontogenesetag vollzieht! Es scheint demnach eine primäre Abhängigkeit vom Entwicklungsalter vorzuliegen.

Die eingangs geäusserte Vermutung, dass die Lösung des Verschlusses einem bestimmten Ossifikationsstadium der Extremitäten zugeordnet werden kann, erwies sich als falsch. Die Abbildung 34 zeigt, dass der Zehenverschluss bei *Crocidura russula* bereits während der Ossifikation der Carpalia abgebaut wird, d.h. zu einem Zeitpunkt, in dem noch keine Epiphysen verknöchert sind. Bei *Sorex* und *Neomys* dagegen erfolgt die Lösung erst viel später, kurz nach der Verknöcherung der meisten Extremitätenepiphysen. Die unterschiedliche Integumentsituation um den Lösungszeitpunkt und die fehlende Korrelation zu bestimmten Ossifikationsvorgängen erschwert die Deutung dieses Verschlusses. Mit Sicherheit müssen die Verhältnisse von *Sorex* und *Neomys* als ursprünglicher aufgefasst werden. Auf welche Weise der Fuss durch diese transitorische Verwachsung geschützt wird, kann nur vermutet werden. Die Verwachsung könnte wie eine „Bandage" dem kleinen Fuss verbesserte Stabilität verleihen. Andererseits sind jedoch gerade die Wald- und Wasserspitzmäuse trotz fortgeschrittener Ossifikation so auffällig unbeweglich, dass man fast versucht ist, diesen Verschluss als „Hemmschuh" zu betrachten, der die Tiere auf einen engen Nestbezirk bindet. Das typisch apathische Verhalten bei bereits fortgeschrittener Körperentwicklung muss jedoch eher mit der Entwicklung des Zentralnervensystems und dem speziellen Ontogenesemodus in Zusammenhang stehen und kann kaum auf einen solchen Hemmechanismus zurückzuführen sein. Möglicherweise könnte auch hier mit experimentellen Versuchen die wirkliche Funktion abgeklärt werden.

c) *Der Ohrverschluss*

Der sekundäre Verschluss des äusseren Gehörganges ist für alle Säuger typisch; beim Nesthocker garantiert er nach der Geburt eine ungestörte Weiterentwicklung des Gehörorganes, beim Nestflüchter wird er bereits intrauterin zurückgebildet und hat darum seine Funktion verloren. Entsprechend dem unterschiedlichen Geburtzustand und den gruppentypischen Ohrformen ist die Ausbildung des Ohrverschlusses sehr vielgestaltig. Meistens kollabiert ein Teil oder sogar der ganze Meatus acusticus externus. Dazu treten oft Epithelwucherungen im Bereich des Cavum conchae auf, die den Gehörgang ganz überwachsen, und endlich beteiligt sich bei vielen Formen mehr oder weniger stark die Ohrmuschel. Beim Schwein und beim Kaninchen betreffen die Verwachsungen hauptsächlich das Gebiet des Cavum conchae (Henneberg, 1908). Bei der weissen Maus ist in extremer Weise die Auricula beteiligt, indem sie nach vorne umklappt, das Cavum überdeckt und mit der Gesichtshaut verwächst. Die Öffnung des Verschlusses erfolgt in zwei Stufen; zuerst löst sich die Ohr-

muschel am 4. Postembryonaltag ab; der Porus acustucus externus wird jedoch erst am 10. Tag von der Epithelwucherung freigegeben. Bei der Ratte bleibt die Ohrmuschel während 7 Tagen verwachsen; bei der nahverwandten Stachelmaus dagegen, wo diese Situation intrauterin durchlaufen wird, dauert dieser Zustand nur noch 4 Tage (Dieterlen, 1963). Beim Meerschweinchen, einem extremen Nestflüchter, ist die Ohrmuschel gar nicht mehr am Verschluss beteiligt, d.h. für Nestflüchter kann der Ohrverschluss stark reduziert sein.

Für die Soriciden, die durchwegs zu den Nesthockern gehören, ist ein gut ausgebildeter Ohrverschluss selbstverständlich. Zwar wurde dieser Verschluss bei der Beschreibung von Neonaten hie und da erwähnt, das weitere Geschehen aber meistens nicht mehr verfolgt. Der Zeitpunkt der Freilegung des Gehörganges war bisher nur von 2 Arten bekannt. Hamilton (1929) beobachtete diesen Vorgang bei *Blarina brevicauda* am 14. PT und Dryden (1968) bei *Suncus murinus* 5—9 Tage nach der Geburt. Über die Art des Verschlusses finden sich jedoch keine Angaben.

Crocidura russula:

Die Beteiligung der Auricula erscheint makroskopisch für alle 3 untersuchten Gattungen einheitlich. Die Entstehung des Verschlusses konnte bei der Hausspitzmaus genau beobachtet werden: Am 20. Ontogenesetag ist die Scapha bereits deutlich ausgeformt. Sie steht zu diesem Zeitpunkt schräg nach vorn; auf der Innenseite sind die beiden spitzmaustypischen Hautfalten deutlich ausgebildet. Die obere entspricht nach Boas (1934) der Plica principalis, die untere dem Posteron 6 des Auricularknorpels. Die Fossa angularis mit dem Porus acusticus externus liegt noch frei. Am 22. Ontogenesetag hat die Ohrmuschel den vorderen Rand der Fossa angularis erreicht. Soweit die beiden Hautfalten der Unterlage aufliegen, sind sie mit ihr verwachsen. Am 25. Ontogenesetag ist die Fossa durch diese Hautfalten ganz verschlossen. Der Rand der Ohrmuschel ist dagegen am transitorischen Verschluss nicht beteiligt. Als Stichtag der Ablösung wurde der Moment gewählt, in welchem die beiden Hautfalten soweit von der Unterlage gelöst sind, dass sie bei der Kontrolle am lebenden Tier den Blick zum Porus acusticus freigeben. Lösungsvorgänge, besonders das Abschilfern einzelner Hautfetzchen zwischen den Hautfalten, können schon einige Tage vor der eigentlichen Ablösung beobachtet werden. Der Öffnungstag wurde bei 47 Tieren aus 21 Würfen bestimmt. Wie Abbildung 13 zeigt, entspricht der 8. PT dem häufigsten Wert. Der genaue Durchschnitt liegt bei 8, 7, der Mittelste Wert genau zwischen dem 8. und 9. Tag. Wenn ich trotzdem den 8. Tag als repräsentativ betrachte so deshalb, weil die Extremfälle noch oben durch 2 Hungerwürfe verursacht sind, die eine eindeutige Fehlentwicklung zeigten.

Sorex araneus :

Der Geburtszustand wurde bereits ausführlich beschrieben; der Aufbau des Verschlusses entspricht genau demjenigen von *Crocidura.* Der Öffnungsvorgang wurde bei 10 Tieren aus 5 Würfen beobachtet. Der Durchschnitt liegt bei 17,1; am häufigsten erfolgt die Ablösung am 17. PT (Abb. 13). Das Ohr ist zu dieser Zeit bereits so stark behaart, dass die Muschel im Fell kaum mehr sichtbar ist.

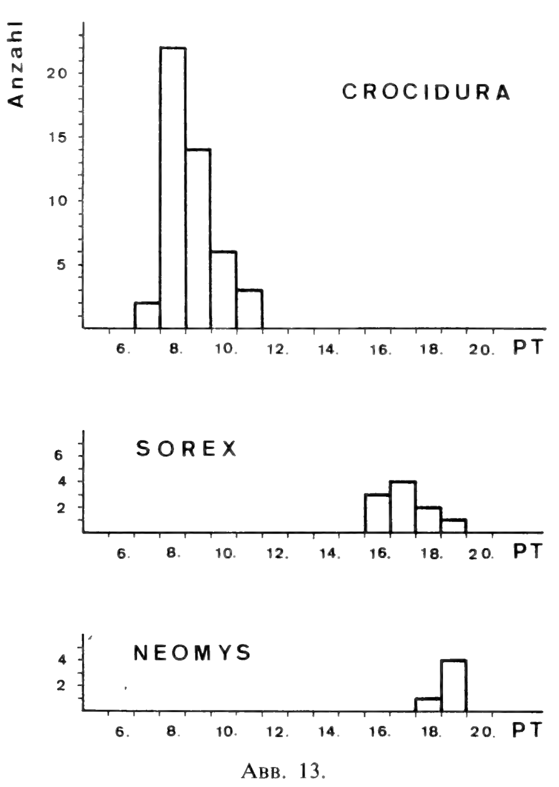


Abb. 13.

Zeitpunkt der vollständigen Lösung des Ohrverschlusses bei *Crocidura russula* (n = 47), *Sorex araneus* (n = 10) und *Neomys fodiens* (n = 5).

Neomys fodiens :

Der Lösungsvorgang wurde bei 5 Tieren aus 2 Würfen überprüft. Mit einer Ausnahme erreichten alle Tiere die Lösung erst am 19. Postembryonaltag (Abb. 13).

Histologie:

Der Aufbau und die frühe Ausbildung des Ohrverschlusses stimmt bei allen Arten überein. Erst gegen das Ende der Ohrentwicklung zeigen sich auffallende Unterschiede. Da *Sorex* und *Neomys* zu diesem Zeitpunkt *Crocidura* an Grösse

bei weitem übertreffen, hat dies auch für den Gehörgang bestimmte Konsequenzen. So ist am 35. OT, zu einem Zeitpunkt, da die histologischen Lösungsvorgänge bereits begonnen haben, der Durchmesser des noch verschlossenen Meatus-Abschnittes bei *Sorex* gegenüber *Crocidura* doppelt so gross (Abb. 14). Obschon

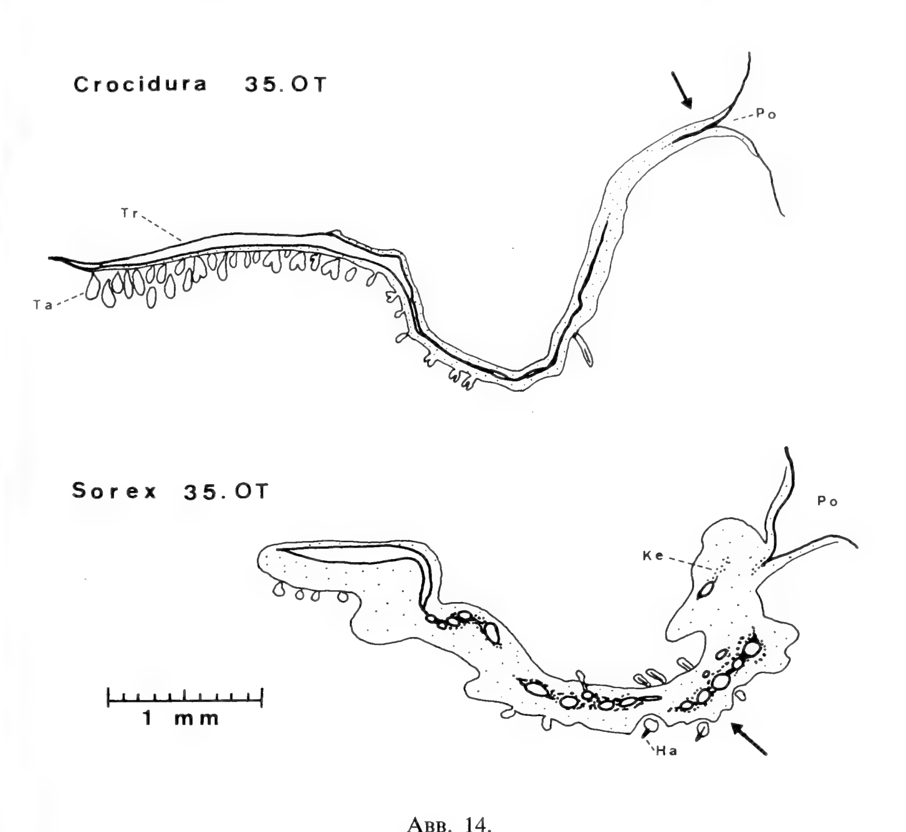


Abb. 14.

Meatus acusticus externus. Bei *Sorex* ist der innerste Abschnitt mit der Membrana tympani nicht getroffen. Ha Haar, Ke Keratohyalinschollen, Po Porus acusticus externus, Ta Talgdrüse, Tr Trommelfell.

bei beiden Arten die Lösung durch Verhornung erfolgt, verlaufen die Lösungsvorgänge sehr unterschiedlich. Bei der Hausspitzmaus geht der Verhornung wie beim Zehenverschluss die Bildung feiner Keratohyalingranula voraus. Abbildung 15 zeigt die Stelle der beginnenden Verhornung, die Keratohyalingranula sind bei dieser Vergrösserung nicht erkennbar. Bei der Wald- und Wasserspitzmaus treten zu Beginn des Lösungsprozesses im Füllgewebe weitlumige Hohlräume auf, deren Wände verhornt sind. Die genaue Prüfung zeigt, dass jeder Hohlraum ein Haar enthält. Die Hohlräume lassen sich gut bis zur Haarbalgdrüse verfolgen.

Demnach muss Sekretion für die Bildung dieser Hohlräume verantwortlich gemacht werden. Von diesen Hohlräumen aus scheint dann auch die Verhornung vor sich zu gehen: in ihrer Nachbarschaft treten gehäufte Keratohyalinschollen auf. Einzelne sekretgefüllte Räume sind bereits durch verhornte Zellstränge

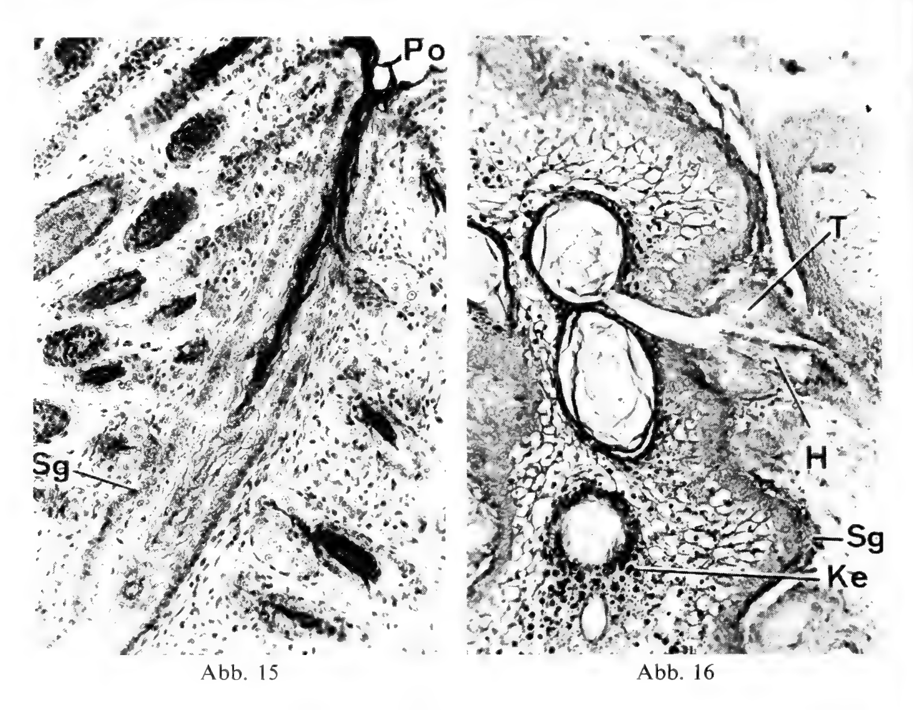


Abb. 15 Abb. 16

Abb. 15.

Verhornungszone im äussersten Abschnitt des Meatus bei *Crocidura* am 35. OT.

Abb. 16.

Ausschnitt der Verhornungszone im Meatus bei *Sorex* am 35. OT.
Deutlich verläuft das Haar in einem durch Talgdrüsensekret erweiterten Gang, der stets in einen grösseren Hohlraum führt.
H Haar, Ke Keratohyalinschollen, Po Porus acusticus externus, Sg Stratum germinativum, T Talgdrüsen

gegenseitig verbunden. Möglicherweise erfolgt die Trennung innerhalb der verhornten Schicht unter Druckwirkung durch die vorhandenen Sekrete. Abbildung 16 zeigt einen solchen Hohlraum mit einem eintretenden Haar.

Auf einen weiteren Sachverhalt soll hier noch kurz verwiesen werden. Müller (1968 a) schreibt: „Die Öffnung des Meatus vollzieht sich (bei den Marsupialia) von innen nach peripher und zugleich von aussen nach innen, also in einem gegenläufigen Prozess, während bei den Eutherien die Lösung nur von der Peripherie aus erfolgt.“ Die Abbildung 14 zeigt, dass sich bei den

Soriciden die Lösung wie bei den Beuteltieren vorwiegend von innen nach aussen vollzieht. Die Öffnungsrichtung ist folglich auch für die Eutherien variabel.

Diskussion

Die für Nesthocker typische Beteiligung der Ohrmuschel am transitorischen Verschluss des Gehörganges ist auch bei Spitzmäusen verwirklicht, jedoch in gruppentypischer Weise, die stark vom Modus der Muriden abweicht. Es werden nur die beiden Muschelfalten benötigt: diese bleiben jedoch bis zur vollständigen Lösung als Schutz mit der Gesichtshaut verwachsen. Das scheint gegenüber der totalen Inanspruchnahme der Auricula bei den Muriden vorteilhafter. Besonders bei Vertretern der grossohrigen *Murinae* muss die Ohrmuschel postnatal sehr stark wachsen. Diese Forderung scheint unvereinbar mit der Beteiligung am Gehörgangverschluss, die Ohrmuschel muss z.B. bei der Hausmaus deshalb bereits 6 Tage vor der Freilegung des Meatus acusticus externus ihre Schutzfunktion einstellen und in die normale Lage zurückklappen. Anders bei den Spitzmäusen: da die Verwachsung nur durch einen Teil der Auricula gewährleistet werden muss, können sich die Wachstumsvorgänge der Ohrmuschel ohne Störung abspielen. Das Ohr ist längst behaart, wenn sich die Muschelfalten von der Gesichtshaut ablösen und das Cavum conchae und den bereits offenen Meatus acusticus freigeben.

Vergleicht man den Lösungsvorgang bei den 3 Arten im Hinblick auf sein zeitliches Auftreten, zeigt sich genau das gleiche Phänomen wie beim Zehenverschluss. Bezogen auf die Geburt erfolgt die Lösung für *Sorex* und *Neomys* erstaunlich spät, vergleicht man den Vorgang in absoluter Zeitrechnung, erfolgt die Lösung bei allen 3 Arten am 38.—39. OT. Obwohl die Entstehung des Verschlusses bei *Sorex* und *Neomys* etwas früher als bei *Crocidura* erfolgt, geschieht die Ablösung völlig synchron.

d) *Der Augenverschluss*

Der Lidverschluss bei Nesthockern wurde als anatomische Notwendigkeit der ökologischen Situation längst beachtet, ebenso die seltsame Tatsache, dass bei Nestflüchtern der gleiche Verschluss ohne jede Funktion vorübergehend intrauterin auftritt. Erst 1938 wurden die Zusammenhägne von Portmann aufgeklärt: Sämtliche Nestflüchterformen stammen von Vorfahren ab, die dem Nesthockertypus angehörten, was u.a. durch die ontogenetische Rekapitulation des Lidverschlusses bewiesen wird.

Unter den transitorischen Verschlüssen nimmt der Augenverschluss die wichtigste Stellung ein, weil er am leichtesten zu beobachten ist und die Nesthocker auf Grund eines einzigen Merkmales von den Nestflüchtern unterscheiden lässt. Dieterlen (1963) misst dieser transitorischen Verwachsung grösste Bedeutung zu: „Der Termin des Augenöffnens ist das wichtigste Datum zur Jugendentwick-

lung. Er ist mit der Reifung der meisten körperlichen Merkmale streng korreliert und kennzeichnet besonders bei Nesthockern ein ganz bestimmtes Entwicklungs- und Abhängigkeitsstadium.“ Beim einzigen Vergleichspaar, das DIETERLEN auf verschiedene Entwicklungsmerkmale hin geprüft hat, zeigte sich diese Aussage allerdings nicht bestätigt. Bei den von DIETERLEN (1963) untersuchten *Acomys cahirinus dimidiatus* öffnen sich die Augen am 38., bei *Rattus norvegicus* am 37. OT, also ungefähr synchron. Andere Merkmale zeigten jedoch einen grossen Entwicklungsunterschied: „Vier Tage nach der Geburt von *Rattus* — *Acomys* auf *Rattus*-stadium 19,00 (Tage) — beträgt der (Entwicklungs-) Abstand gar 7½ Tage.“ Das Beispiel, das PETRI (1935) beschreibt, ist noch deutlicher. Während die Ossifikation neonater Hasen (*Lepus*) und Kaninchen (*Oryctolagus*) ungefähr übereinstimmt, kommt die eine Art mit offenen Augen zur Welt, bei der andern öffnen sich die Augen jedoch erst 10 Tage nach der Geburt. Die Frage nach der Korrelation zwischen dem Zeitpunkt des Augenöffnens und der Reifung anderer Merkmale ist von grösster Bedeutung, sie kann jedoch erst in der Gesamtdiskussion zum Ontogenesemodus ausführlich erörtert werden.

Über den zeitlichen Beginn des Verschlusses ist für die Soriciden, wahrscheinlich sogar für alle Insektivoren, nichts bekannt. Dafür liegen einige Daten über den Öffnungstermin vor, die in Tab. 4 zusammengefasst sind.

TABELLE 4

Zeitpunkt des Augenöffnens bei Soriciden, erste Gruppe: Crocidurinae, *zweite Gruppe:* Soricinae.

Autor	Art	Tage nach der Geburt
WAHLSTRÖM (1929)	*Crocidura leucodon*	7
FRANK (1954)	*Crocidura leucodon*	13-14
DRYDEN (1968)	*Suncus murinus*	7-10
ANSELL (1964)	*Crocidura bicolor*	10
VASARHELYI (1929)	*Crocidura suaveolens*	15
MEESTER (1960)	*Crocidura hirta*	12-17
VOGEL (1970)	*Suncus etruscus*	14-16
HAMILTON (1944)	*Cryptotis parva*	14
CROWCROFT (1957)	*Sorex araneus*	18-21
HAMILTON (1929)	*Blarina brevicauda*	19-22
CROWCROFT (1957)	*Neomys fodiens*	22-23

Die Tabelle zeigt, dass die Lösung des Lidverschlusses zeitlich stark variiert. Da die meisten Daten von wenigen oder sogar einer einzigen Zufallsbeobachtung abhängen, stellt sich die Frage, ob diese Zahlen nicht Ausdruck einer grossen

intraspezifischen Variabilität sind. Während die drei Daten von *Crocidura* leucodon diese Möglichkeit andeuten, scheint die Tabelle doch eine bestimmte Verteilung aufzuzeigen: Trotz dem fliessenden Übergang der *Crocidurinae* zu den *Soricinae* erfolgt das Öffnen der Augen bei der letztgenannten Unterfamilie deutlich später. Intraspezifische Variabilität und spezifische Durchschnittswerte sollen darum am vorliegenden Material abgeklärt werden.

Crocidura russula :

Die Verschlussphase liess sich an Hand des datierten Embryonalmaterials gut bestimmen. Am 20. OT ist noch kein Anzeichen eines Verschlusses vorhanden. Dagegen ist bei den vier Embryonen des 22. OT der Verschluss in vollem Gange. Zwei der Tiere haben schon verschlossene Augen; bei den andern ist die Augenöffnung ellipsenförmig, wobei der Rand des Unterlides bereits bis zur Pupille reicht, das Oberlid diese jedoch noch nicht erreicht hat. Da bei Muriden der Verwachsungsvorgang kaum länger als einen Tag dauert, ist anzunehmen, dass die Augen am 23. Embryonaltag verschlossen sind. Am 25. OT erscheint der Verschluss wie bei Neugeborenen.

Die Lösung des Verschlusses kündigt sich durch heftiges „Blinzeln" mit noch verschlossenen Lidern an. Sobald die Lidränder eine kleinste Öffnung freigeben, tritt Tränenflüssigkeit durch, die als glitzerndes Tröpfchen erscheint. Die weitere Öffnung erfolgt langsam, oft über 24 Stunden, wenn nicht bei der Kontrolle durch unsorgfältiges Handhaben die Lider vollends getrennt werden. Der Lösungsvorgang stimmt oft auf beiden Seiten zeitlich nicht ganz überein. Als Stichtag wurde der Moment definiert, in welchem an beiden Augen ein Tropfen Tränenflüssigkeit sichtbar wird. Meistens ist noch am selben Tag wenigstens eine schlitzförmige Öffnung zu erkennen. Makroskopische Untersuchungsmethoden an fixierten Tieren sind unzuverlässig, da die bereits behaarten Lider die Sicht verdecken und ein noch vorhandener Verschluss durch Manipulationen schnell aufgerissen wird.

Abbildung 17 zeigt die Verteilung des Stichtages von 81 Jungtieren aus 38 Würfen. Es ist auffällig, dass das Diagramm nicht der Normalverteilung entspricht. Die Werte liegen asymmetrisch zum häufigsten Wert mit einer deutlichen Verschiebung nach rechts. Der 9. PT entspricht dem häufigsten Wert, der Durchschnitt liegt genau auf dem 10. Tag. Die Werte verteilen sich auf 8 Tage, was erneut zeigt, wie variabel selbst die sogenannt konstantesten Merkmale sind. Das Bild ist jedoch kein zufälliges: es vermag etwas über das geprüfte Material auszusagen. Optimale Entwicklungsbedingungen scheinen bei den Tieren vorzuliegen, deren Augen sich am 9. Tag öffneten. Alle Tiere mit einem Öffnungstermin vom 12.—14. Tag waren untergewichtig, stammten also aus sogenannten Hungerwürfen, die nicht genug Milch bekamen. Bei einem Wurf mit 6 Jungen lag das Gewicht am 10. Tag bei nur 2,5 g pro Tier (normaler

Durchschnitt 5,5 g). Nach der Reduktion der Jungenzahl auf drei Tiere wogen die Jungen am 12. Tag bereits 4,0 g, und ihre Augen öffneten sich. Ein negativer Einfluss wird eine Entwicklung meistens verzögern und damit die Verteilungskurve rechtsseitig von den optimalen Bedingungen ausweiten. Dagegen scheint

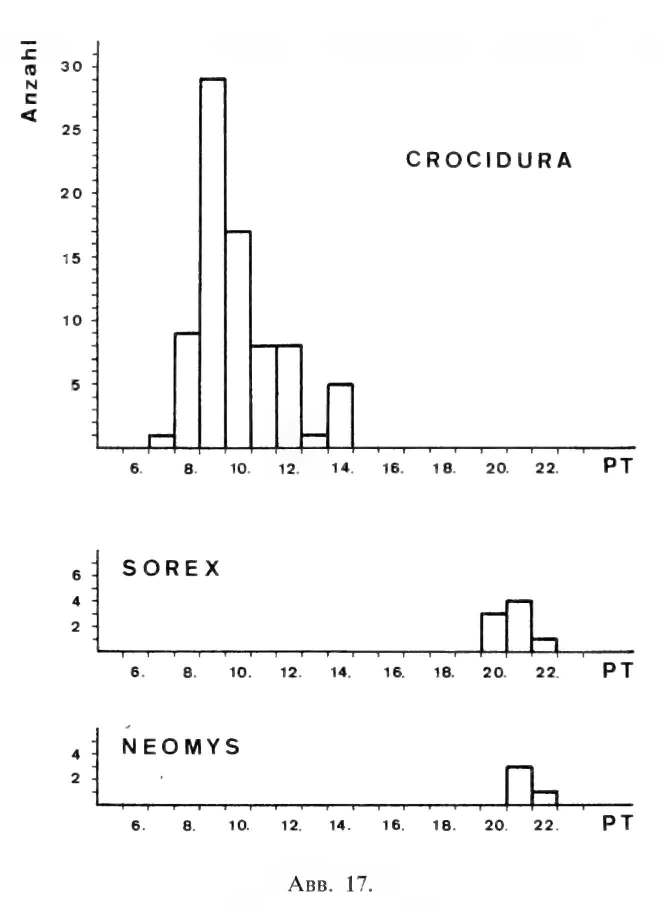


ABB. 17.

Zeitpunkt der Lösung des Lidverschlusses bei *Crocidura* (n = 78), bei *Sorex* (n = 8) und bei *Neomys* (n = 4).

eine Verkürzung der Normalentwicklung wohl nur selten möglich, und unter Umständen hat man es bei extrem früh entwickelten Tieren mit übertragenen Würfen zu tun.

Sorex araneus :

Der Öffnungszeitpunkt für die Waldspitzmäuse wurde von DEHNEL (1951) erstmals beobachtet. Er erfolgt in der dritten Woche. Diese Bezeichnung ist leider zu summarisch. Nach CROWCROFT (1957) lösen sich die Lider nach 18—

21 Tagen, was nach meiner Berechnung dem 19.—22. PT entspricht. Genau in diese Zeitspanne fällt die Lösung des Lidverschlusses bei 8 Tieren aus 4 Würfen aus meiner Zucht. Aus Abbildung 17 ist ersichtlich, dass der 21. Tag dem häufigsten Wert entspricht, der Durchschnitt liegt bei 20,7. Kurz vor dem Lösungsvorgang kann, wie bei *Crocidura*, bei starker Belichtung ein auffälliges Blinzeln beobachtet werden.

Neomys fodiens :

Bei 4 Wasserspitzmäusen aus 2 Würfen wurde eine Lösung des Lidverschlusses am 21. oder 22. PT festgestellt (Abb. 17). CROWCROFT (1957) schreibt: 2—3 Tage später als bei *Sorex*. Seine Werte sind mit den vorliegenden durchaus vergleichbar.

Diskussion :

Die Untersuchungen an grösserem Material zeigen, dass der Zeitpunkt der Auflösung des Lidverschlusses die beachtliche Variationsbreite von 8 Tagen innerhalb derselben Art aufweist. In diesem Lichte erscheinen Einzelbefunde zur Verwendung von Entwicklungsvergleichen doch etwas problematisch. Nun lässt sich auch die Diskrepanz der Beobachtungen von WAHLSTRÖM (1929) und FRANK (1954) zwangslos erklären. FRANK bezweifelte auf Grund seiner Befunde den frühen Öffnungstermin, den WAHLSTRÖM bei *Crocidura leucodon* am 7. Tag beobachtet hat, da bei seinen Tieren die Augen erst am 13.—14. Tag geöffnet wurden. Dass den beiden Beobachtungen ausgerechnet Extremwerte zu Grunde liegen, geht aus dem Vergleich mit *Crocidura russula* hervor (Abb. 17). FRANKS Gewichtsangabe vom 10. und 15. Postembryonaltag (3,1 g und 5 g) zeigen zudem, dass die Tiere im Vergleich zu gleich alten Hausspitzmäusen (5,5 g und 6,8 g), ziemlich untergewichtig waren. Ein solcher Vergleich ist um so mehr gerechtfertigt, als das Adultgewicht und die Tragzeit bei beiden Arten fast übereinstimmen.

Der Vergleich zwischen den untersuchten *Soricinae* und *Crocidurinae* bestätigt den eingangs vermuteten Unterschied zwischen den beiden Unterfamilien. Bezogen auf die Geburt erfolgt die Lösung des Lidverschlusses bei der Wald- und Wasserspitzmaus 10—11 Tage später als bei der Hausspitzmaus. Bezogen auf den Entwicklungsbeginn ist der Lösungsprozess nahezu gleichzeitig abgeschlossen, bei der Hausspitzmaus am 39.—40., bei der Wald- und Wasserspitzmaus am 40.—41. Ontogenesetag.

In histologischer Hinsicht geht die Lidöffnung bei allen 3 Arten sehr ähnlich vor sich, immer auch unter Bildung grösserer Keratohyalinschollen. Die Lösung verläuft prinzipiell gleich wie beim Hamster (MÜLLER, 1968*a*); eine genaue Darstellung erübrigt sich deshalb.

e) *Vergleich der transitorischen Verschlüsse*

An Hand der Embryonalstadien von *Crocidura russula* konnte gezeigt werden, dass der Verwachsungsvorgang am 22. Ontogenesetag am intensivsten ist; zu

dieser Zeit werden wahrscheinlich innerhalb 24 Stunden die transitorischen Verschlüsse aufgebaut. Einzig der Zehenverschluss erfolgt mit leichter Verspätung, und der Lippenverschluss braucht zur Ausbildung etwas länger. Für *Sorex araneus* und *Neomys fodiens* muss die Verschlussphase etwas früher liegen (ca. 19. OT), da sämtliche Verschlüsse am 21. Ontogenesetag, d.h. zum Zeitpunkt der Geburt, perfekt sind.

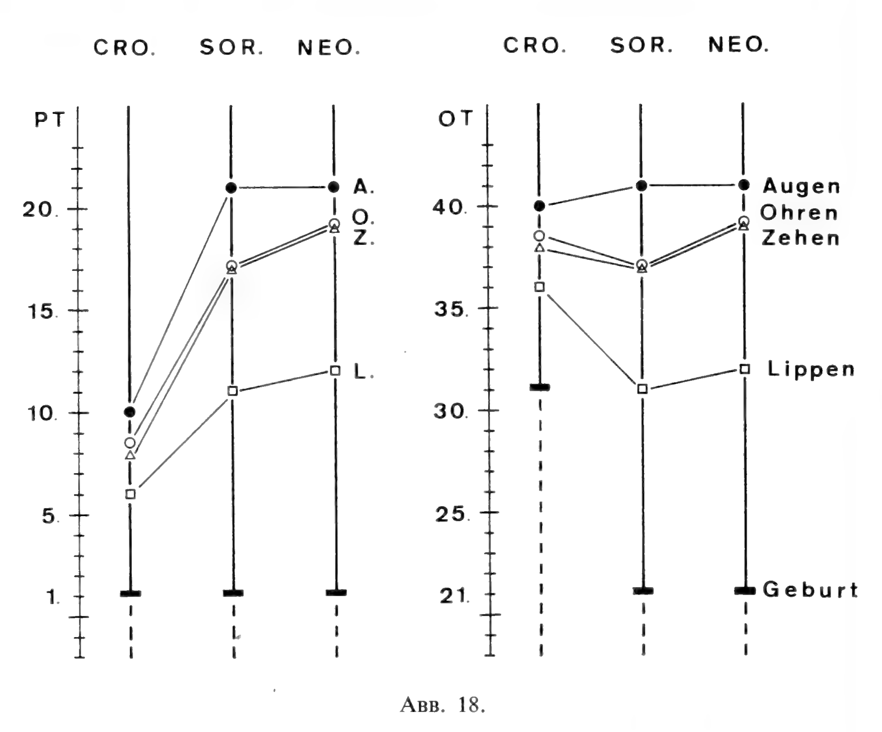


ABB. 18.

Die zeitliche Lösung der transitorischen Verschlüsse in Bezug auf den Geburtsmoment (links) und auf das ontogenetische Alter (rechts).

Der morphologische Aufbau der transitorischen Verschlüsse ist bei allen drei Arten vergleichbar. Allerdings erreichen der Lippen- und Zehenverschluss bei der Hausspitzmaus nicht mehr eine maximale Ausdehnung, was nur damit zusammenhängen kann, dass die Geburtssituation evoluierter ist als bei der Wald- und Wasserspitzmaus. Unvollkommene Ausbildung dieser Verschlüsse sind ja bei vielen Arten Zeichen eines evolutiv höheren Entwicklungsmodus.

Die Auflösung der transitorischen Verschlüsse erfolgt bei *Crocidura* bald nach der Geburt, bei *Sorex* und *Neomys* jedoch erst spät, es treten dabei Unterschiede von 6—11 Tagen auf. Das erweckt zunächst den Eindruck, dass sich die Hausspitzmäuse viel schneller als Wald- und Wasserspitzmäuse entwickeln. Wird jedoch die Tragzeit mitberücksichtigt, also die gesamte Ontogenese betrachtet,

ergibt sich ein völlig anderes Bild. Wenigstens die Augen-, Ohren- und Zehenverschlüsse werden bei allen drei Arten gleichzeitig gelöst. Falls diese Verschlüsse untereinander gleichwertig sind, würde das bedeuten, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit bei den untersuchten Tieren diesselbe ist. Weiter würde daraus resultieren, dass der Geburtstermin bei der Wald- und Wasserspitzmaus ein ursprünglicher ist, derjenige der Hausspitzmaus jedoch sekundär um 10 Tage hinausgeschoben wurde. *Crocidura russula* wäre demnach die evoluiertere Form, die sich bereits in Richtung Nestflüchtertypus entwickelt. Abbildung 18 zeigt die beiden Bezugsmöglichkeiten. Hier wird deutlich, dass die Unterschiede in der Postnatalentwicklung auf die Tragzeitdifferenzen zurückzuführen sind.

Der Annahme gleicher Entwicklungsgeschwindigkeiten bei den drei untersuchten Arten sind jedoch stichhaltige Einwände entgegenzuhalten: Erstens treten die transitorischen Verschlüsse bei der Hausspitzmaus mit ca. 3 Tagen Verspätung auf. Zweitens scheint der zwar deutliche Unterschied der Neonaten nicht 10 Entwicklungstage zu betragen. Auch die Haarentwicklung scheint ganz andere Wege zu gehen. Es ist demnach abzuklären, ob die synchrone Lösung der transitorischen Verschlüsse nur auf Zufall beruht. In der Folge sollen darum andere Ontogenesemerkmale beigezogen werden, die ebenfalls Aussagen über den Entwicklungsmodus zulassen, das Problem jedoch von einer anderen Seite beleuchten.

3. Die Haarentwicklung

R. Martin (1962) zeigte, dass sich das Integument beim Nesthocker und Nestflüchter in vergleichbaren Stadien völlig anders verhält. So wird z.B. die Haut der Ratte vom 20. Embryonaltag intensiv auf den Geburtsmoment hin umgestaltet (Verhornung, usw.), während sie beim korrelierbaren Meerschweinchenstadium zu ruhen scheint. Die intensiven Differenzierungsprozesse setzen beim Nestflüchter erst viel später ein. Das Integument, die Haarbildung eingeschlossen, ist folglich stärksten Heterochronien unterworfen und daher kaum geeignet, ursprüngliche Zusammenhänge von Tragzeit und Entwicklungsgeschwindigkeit abzuklären. Allerdings ist der Reifegrad des Integumentes für die Gesamterscheinung verschiedener Altersstadien derart bedeutend, dass wenigstens an einem Beispiel, dem Haardurchbruch, das Ausmass der Heterochronien und die Abhängigkeit zur Geburtsreife gezeigt werden sollen.

Die genauen Verhältnisse des Haardurchbruches wurden bereits im beschreibenden Teil geschildert, zudem geben die Abbildungen 3—5 Aufschluss über den Aspekt dieser Vorgänge. Die Durchbruchszeiten, bezogen auf das ontogenetische Alter, sind in der Tabelle 5 zusammengefasst. Dabei sind die den *Crocidurinae* typischen Wimperhaare des Schwanzes, die nach Toldt (1910) sowohl Leithaar- als auch Spürhaarmerkmale vereinigen, in Klammer beigefügt.

Vorübergehend treten bei *Crocidura* auch auf dem ganzen Körper vereinzelte lange Haare auf, die vielleicht ebenfalls dem besonderen Wimperhaartypus zuzuordnen sind und den Vergleich etwas erschweren.

Tabelle 5

Zeitpunkt des Durchbruchs verschiedener Haarsorten

Haartypus oder Entstehungsort	*C. russula*	*S. araneus*	*N. fodiens*
1) Schnurrhaare	24. OT	22. OT	21. OT
2) Unterlippenhaare	27.	23.	21.
3) Ulnares Tasthaar	28.	26.	25.
4) Spürhaare am Kinn	29.	27.	24.
5) Rückenhaare	29.	27.	25.
6) Bauchhaare	32.	28.	26.
7) Fellhaare zwischen Schnurrhaaren	32.	27.	23.
8) Haare auf der letzten Phalanx	32.	28.	28.
9) Haare auf Hand- und Fussrücken	33.	27.	26.
10) Schwanzhaare	33. (28)	27.	27.
Durchschnitt	29,9	26,2	24,6

Die Tabelle zeigt, dass der Haardurchbruch bei *Neomys* meist etwas früher erfolgt als bei *Sorex*. Dies ist insofern erstaunlich, als die Ossifikationsvorgänge bei der Wasserspitzmaus langsamer ablaufen als bei der Waldspitzmaus. Der Unterschied, der im Durchschnitt 1½ Tage beträgt, ist jedoch nur geringfügig. Bei *Crocidura* dagegen erfolgt der Haardurchbruch bezüglich des ontogenetischen Alters erst 4 Tage später, bezüglich der Geburt jedoch 5—6 Tage früher (Abb. 19).

Eine Deutung dieser Verhältnisse scheint mir wohl möglich: Bei ursprünglich gleicher Entwicklungsgeschwindigkeit konnte sich die Form mit der sekundär verlängerten Tragzeit eine langsamere Entwicklung des Integumentes leisten, denn trotz dieser späteren Differenzierung ist das Integument im Geburtszeitpunkt reifer als bei der Form mit der primären kurzen Tragzeit.

Ein Haartyp scheint allerdings von der Verschiebung des Geburtszeitpunktes kaum beeinflusst: die Schnurrhaare! Ihr Durchbruch erfolgt bei unsern Arten am 21., 22. und 24. Ontogenesetag, und wie Abbildung 20 zeigt, ist auch der spätere Wachstumsverlauf nahezu übereinstimmend. Dies ist keineswegs Zufall, denn die gleiche Beziehung lässt sich auch bei andern Säugetieren nachweisen. Der Vergleich der Entwicklung von *Rattus* und *Cavia* vermag dies sehr deutlich zu illustrieren. R. Martin (1962), der die Ontogenese dieser Arten verglich, fand unter Berücksichtigung von 96 Merkmalen die Entwicklungsgeschwindigkeit von *Cavia* (Nestflüchter) gegenüber *Rattus* (Nesthocker) um den Faktor 2 gedehnt. Das Integument wurde jedoch von diesem Autor wegen der zu grossen Hetero-

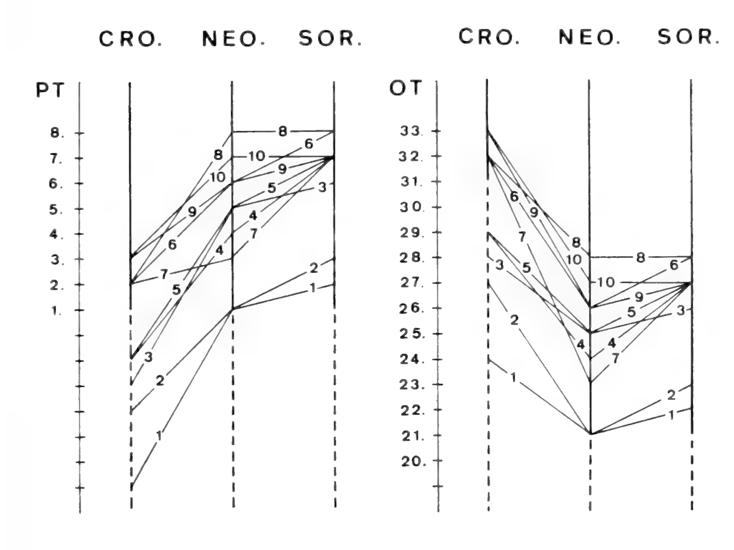


ABB. 19.

Haardurchbruch bezogen auf die Geburt (links) und auf das ontogenetische Alter (rechts). Die Nummern bezeichnen den Haartyp oder den Entstehungsort nach Tab. 5.

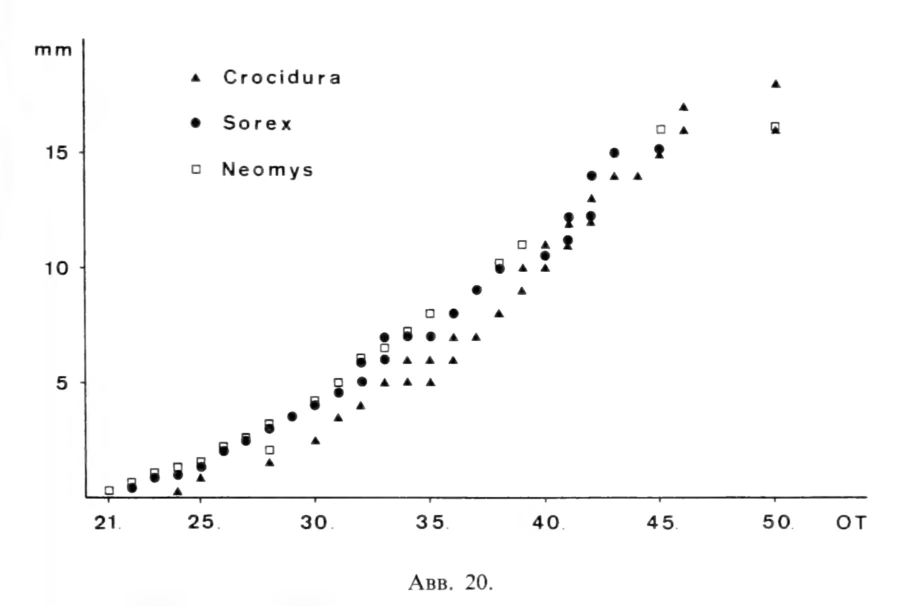


ABB. 20.

Wachstum des längsten Schnurrhaares, gemessen an fixierten Tieren.

chronien nicht beachtet. Wird der Schnurrhaardurchbruch für diese Arten nach gleicher Methode verglichen, ergibt sich ein Faktor von 1,98. Dieser stimmt also genau mit dem an andern Organen gefundenen Entwicklungsfaktor überein. Die Schnurrhaare verhalten sich folglich im Gegensatz zum übrigen Integument sehr konservativ. Die ungefähre zeitliche Übereinstimmung ihres Durchbruchs bei den Soriciden darf deshalb als Zeichen einer übereinstimmenden Entwicklungsgeschwindigkeit gedeutet werden. Die Heterochronien in der übrigen Integumententwicklung erscheinen dagegen als sekundäre Anpassung an die evoluiertere Geburtssituation der Hausspitzmaus.

4. Zahndurchbruch, erste Nahrungsaufnahme und Ende der Laktationsperiode

Der Durchbruch der Milchzähne wie auch der Zahnwechsel erfolgen arttypisch zu einer festgelegten Zeit. Dieser Zeitpunkt scheint jedoch nicht allgemein mit einem bestimmten Entwicklungsstadium korreliert zu sein. Sicher ist er zum Teil abhängig vom Gebisstyp und seiner Funktion. Allerdings ist das Säugergebiss stärksten Variationen, Spezialisationen und Reduktionen unterworfen, die meist im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme stehen. Selbst in der gleichen Familie treten während der Ontogenese grosse zeitliche Unterschiede auf. Neonate Goldhamster z.B. weisen bereits durchgebrochene Incisiven auf, dagegen fehlen diese dem entsprechenden Stadium der weissen Maus. Bei ihr brechen die Incisiven erst am 8.—11. Postembryonaltag durch. Es ist daher fraglich, ob sich von diesem Gesichtspunkt aus Vergleiche ziehen lassen.

Eng mit dem Zahndurchbruch kann auch das erste Fressen korreliert sein. So hat SALZMANN (1963) bei *Meriones* (*Rodentia*) einen Zahndurchbruch am 9.—14. Tag festgestellt und in dieser Periode die ersten Knabberversuche beobachtet. Dass ein analoges Verhalten dem neugeborenen Goldhamster trotz durchgebrochener Incisiven nicht möglich ist, liegt auf der Hand. Der Zahndurchbruch muss nicht die erste selbständige Futteraufnahme ermöglichen, er bildet aber sicher in den meisten Fällen die notwendige Voraussetzung dafür.

Das Gebiss der Soriciden ist, verglichen mit demjenigen anderer *Soricoidea*, bereits stark reduziert. So weist z.B. der Maulwurf aus der Familie der *Talpidae* noch die ursprünglichen 44 Zähne auf, obwohl sich bereits bedeutende Reduktionen im Milchgebiss zeigen. Die Gattung *Sorex* ist durch 32, *Neomys* durch 30 und *Crocidura* durch 28 definitive Zähne gekennzeichnet. Das Milchgebiss wird bei allen Soriciden ganz unterdrückt, obwohl es, wie Untersuchungen von ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE (1912) zeigen, embryonal angelegt wird. Die Resorption erfolgt bereits vor dem Durchbruch. Über die Zuordnung der definitiven Zähne herrscht noch keine völlige Klarheit; was die Nomenklatur betrifft, halte ich mich an die neusten Untersuchungen von KINDAHL (1959), mit einer Einschränkung: STEHLIN (1940) fand bei einer fossilen Art, der *Saturninia gracilis*, vor dem

grossen unteren Fangzahn eine Alveole, die dem ersten Incisivus zugeteilt werden muss. Dieser Zahn fehlt bei allen rezenten Formen, so dass die beiden restlichen Incisiven mit I_2 und I_3 zu bezeichnen wären. KINDAHL selbst hat, ohne die palaeontologischen Fakten zu berücksichtigen, eine Reduktion des I_3 angenommen. Die kombinierte Formel für *Sorex* lautet folglich:

$$\frac{I^1\ I^2\ I^3\ C\ -\ P^2\ P^3\ P^4\ M^1\ M^2\ M^3}{-\ I_2\ I_3\ -\ -\ -\ -\ P_4\ M_1\ M_2\ M_3}$$

Bei der Gattung *Neomys* fehlt zudem der P^2, und bei der Gattung *Crocidura* fehlen P^2 und P^3.

Crocidura russula:

Als Stichtag für den Zahndurchbruch wurde der Zeitpunkt gewählt, zu dem sämtliche von vorn sichtbaren Zähne das Zahnfleisch durchstossen haben (ohne Berücksichtigung des hintersten Molaren). Dabei wurde die Zahnfleischrückbildung nicht beachtet, sie ist erst 1—2 Tage später abgeschlossen.

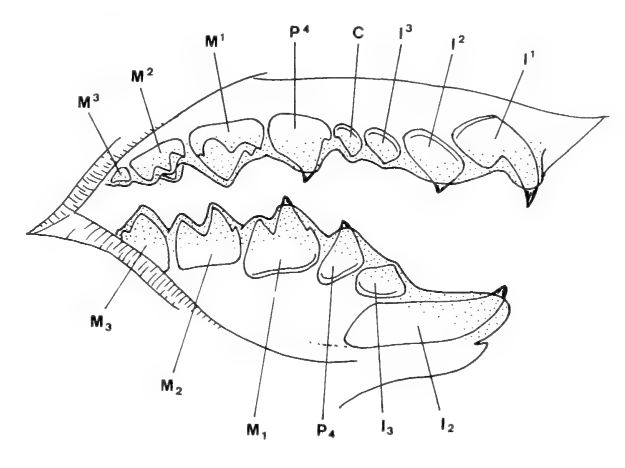


ABB. 21.

Das Gebiss der Hausspitzmaus am 15. PT.

Der Durchbruch der ersten Zähne erfolgt am 13. PT, indem die feinsten Spitzchen der oberen Incisiven das Zahnfleisch durchdringen. Die Freilegung geht nur langsam vor sich, am 15. Tag ragen die Spitzen von I^2, I^3, P^4, I_2, P_4 und M_1 aus der Gingiva (Abb. 21). Am 17. Tag ist der Durchbruch vollendet und die meisten Tiere können erstmals bei der selbständigen Nahrungsaufnahme beobachtet werden (Abb. 22). Junge, deren Mutter am 18. Tag weggenommen wurden, überlebten ohne Schwierigkeiten; sie sind folglich nach abgeschlossenem Zahndurchbruch potentiell selbständig. Die Entwöhnung erfolgt wahrscheinlich

etwa um den 20. Postembryonaltag; sie ist aber nicht leicht festzustellen, da die Jungen weiterhin im Familienverband bleiben und im alten Nest schlafen.

Verschiedene Autoren haben bei andern Vertretern der *Crocidurinae* den Durchbruch der Incisiven beobachtet. Dieser erfolgt für *Crocidura bicolor* am 12. Tag (ANSELL, 1964) und für *Crocidura hirta* am 13.—14. Postembryonaltag (MEESTER, 1960). Diese Daten stimmen mit *Crocidura russula* gut überein. Demgegenüber weicht *Suncus murinus* etwas ab, DRYDEN (1968) gibt eine Variationsbreite vom 7.—15. Tag an, wobei der Durchschnitt bei 10,9 liegt, also fast auf den 11. Postembryonaltag fällt. Dieser Zeitpunkt ist recht früh.

Bei *Crocidura leucodon* wurden am 16. Tag von WAHLSTRÖM (1929) die ersten Fressversuche beobachtet. Junge der gleichen Art zeigten bei FRANK (1954) am 16. Tag keinerlei Interesse für Futter, sie frassen erst vom 18. Tag an, was auf Grund der Kotfärbung eruiert werden konnte. DRYDEN (1968) beobachtete bei *Suncus murinus* junge Tiere am 20. Postembryonaltag erstmals beim selbständigen Fressen, während andere noch am 21. Tag beim Saugen gesehen werden konnten.

Alle diese Angaben zeigen, dass die festgestellten Zeiten für das Erscheinen der Incisiven, der vollständige Zahndurchbruch und das damit unmittelbar zusammenhängende erste Fressen von *Crocidura russula* durchaus gattungstypisch sind.

Sorex araneus:

Der Zahndurchbruch wurde bei 7 Tieren aus 4 Würfen genauer verfolgt. Es handelte sich dabei um gutgenährte Tiere, da die meisten Geschwister zu einem früheren Zeitpunkt vom Wurf weggenommen worden waren und deshalb den verbleibenden Jungen Milch in Überfluss zur Verfügung stand. Die Gewichtskurven bestätigen diese Feststellung. Es wurden allerdings nur 2 Tiere bis zum 28. Tag gehalten, die andern wurden während des Zahndurchbruchs sukzessive als Beleg fixiert.

Die genaue Beschreibung des Zahndurchbruches findet sich im I. Kapitel, es sollen hier nur die wichtigsten Punkte zusammengefasst werden: Am 22. oder 23. PT erfolgt der Durchbruch der vordesten Incisiven. Am 25. Tag sind im Oberkiefer alle Zähne bis auf C, P^2 und P^3 durch die Gingiva hindurchgedrungen; bei einem Jungen kann erstmals die Aufnahme fester Nahrung nachgewiesen werden. Am 26. PT ist der Zahndurchbruch abgeschlossen, und die Tiere fressen selbständig (Abb. 22). Zwei Junge, deren Mutter am 28. Tag starb, überlebten, was beweist, dass sie in diesem Alter unabhängig leben können. Das Ende der Laktationsperiode fällt mit der ersten Nahrungsaufnahme zusammen.

Vergleicht man diese Befunde mit den Angaben anderer Autoren, erfolgt der Zahndurchbruch bei meinen Tieren sehr spät. DEHNEL (1951) berichtet, dass alle Tiere am 23. Tag selbständig fressen konnten, allerdings fehlen Angaben über die erste Nahrungsaufnahme oder den Zahndurchbruch. Zudem weiss man

nicht, wie viele Tiere er beobachtet hat. CROWCROFT (1957) beobachtete bei drei Würfen die erste Aufnahme von Beikost am 21., 24. und 25. PT; ZIPPELIUS (1958) schreibt generell „nach 22 Tagen", was dem 23. PT meiner Datierung entspricht.

Diese Beobachtungen würden bedeuten, dass die Waldspitzmäuse bereits lange vor dem Zahndurchbruch selbständig fressen. Dies kann höchstens der Fall sein, wenn die Mutter zu wenig Milch hat. Die extrem frühen Daten vor dem 24. Postembryonaltag scheinen jedoch etwas zweifelhaft. DEHNEL beschreibt, dass die feindliche Haltung der Mutter gegenüber den Jungen nach 22 Tagen einsetzt. Dem widersprechen alle meine Beobachtungen, und CROWCROFT (1957) schreibt zu diesem Punkt, dass die Trennung nicht unmittelbar nach der Entwöhnung erfolgt; jagende Familienverbände könnten dafür zeugen, dass der Zusammenhalt noch einige Zeit weiter besteht. ZIPPELIUS (1958) beobachtete sogar, dass ein Weibchen noch am 29. Tag versuchte, zwei seiner Jungen ins Nest zurückzuschleppen. Die mögliche Postpartum-Begattung und die kurze Tragzeit von nur 20 Tagen schien das frühe Selbständigwerden der Jungen zwangsläufig zu erfordern, wenn nicht zwei Würfe gleichzeitig gesäugt werden sollten. Da jedoch nach Postpartumoestrus eine um 7 Tage verlängerte Tragzeit erfolgt (VOGEL, 1972), ist eine so kurze Postnatalentwicklung gar nicht nötig. Die von mir mehrfach beobachtete Entwicklungsdauer, die man ohne das Wissen um eine verlängerte Tragzeit als unmöglich hätte bezeichnen müssen, ist demnach durchaus als normal zu betrachten.

Neomys fodiens :

Es wurden 4 Tiere aus 2 Würfen beobachtet. Der Beginn des Zahndurchbruchs fällt auf den 25.—26. Postembryonaltag; am 28. Tag ist das Gebiss vollständig freigelegt (Abb. 22).

Die Gewichtszunahme eines einzelnen Tieres vermag diese Zeitperiode noch etwas zu veranschaulichen. Die Gewichtswerte des Tieres Nr. 382 sind in der Tabelle 3 direkt aus der Maxima-Kolonne ablesbar. Bis zum Durchbruch des I^1 steigt das Gewicht konstant bis auf 16,4 g; während dem Durchbruch sinkt es bis zum 28. Tag auf 14,3 g und steigt dann wieder leicht an auf ca. 15,0 g. Es ist wahrscheinlich, dass während des Zahndurchbruchs die Mutter ihre Jungen nicht mehr genügend trinken lässt, andererseits aber die selbständige Nahrungsaufnahme des Jungen noch nicht richtig funktioniert, so dass es während der Umstellung auf selbständige Ernährung vorübergehend zu einem Gewichtsverlust kommt. Auch bei *Neomys* ist folglich der Zahndurchbruch, die erste Nahrungsaufnahme und die Entwöhnung aufs engste korreliert. Eine entsprechende Feststellung konnte auch für die Art *Suncus etruscus* gemacht werden (VOGEL, 1970).

Zu ähnlichen Resultaten gelangte ferner CROWCROFT (1957). Er beobachtete eine Laktationszeit von 27 Tagen und bemerkte dazu, dass dieser Wert nahe der

von PRICE (1953) approximativ bestimmten Tragzeit von 24 Tagen liege. Da das Weibchen nicht postpartum begattet worden war, hatte es nach der Ansicht dieses Autors seine Jungen wahrscheinlich länger als nötig gesäugt. Diese Folgerung ist allerdings ein Trugschluss, da sie auf einer ungenauen Tragzeitangabe basiert. Da die exakte Tragzeit von *Neomys fodiens* 20 Tage beträgt (VOGEL, 1972), ist bei Postpartumoestrus eine Tragzeitverlängerung wie bei *Sorex* nicht zu umgehen. Die Laktationsperiode von 27. Tagen kann folglich als durchaus normal gelten. GAFFREY (1961) schreibt zwar, die Jungen würden 5—6 Wochen gesäugt. Bei

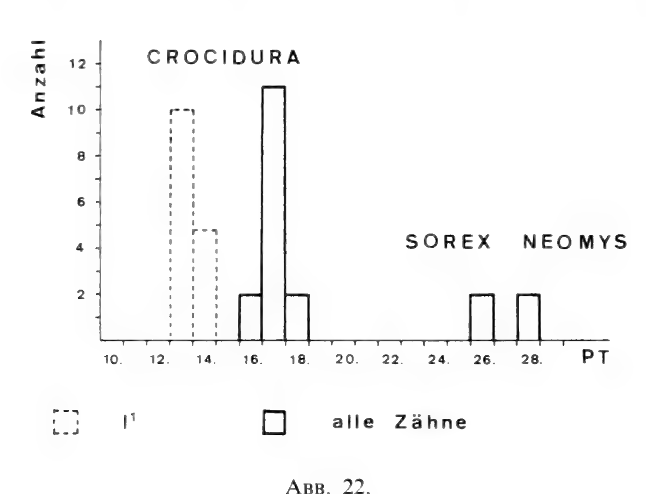


ABB. 22.

Zeitpunkt des Zahndurchbruches.

dieser Angabe kann es sich nur um die Übernahme der Vermutung handeln, die BLASIUS (1857) erstmals vöröffentlichte und die seither mehrfach von Buch zu Buch unverändert weitergegeben worden ist.

Diskussion

Die Abbildung 22 zeigt, dass bezüglich der Geburt der Abschluss des Zahndurchbruches bei *Crocidura russula* im Durchschnitt 9—11 Tage früher erfolgt als bei *Sorex araneus* und *Neomys fodiens*. Gleiches gilt auch für den Beginn dieses Entwicklungsgeschehens, das durch die grossen Fangzähne, die vordersten Incisiven eingeleitet wird. Werden diese Vorgänge jedoch auf das ontogenetische Alter bezogen, dann geschehen sie erstaunlich synchron. Der Zahndurchbruch ist um den 46.—48. OT vollendet; gleichzeitig setzt auch die erste selbständige Futteraufnahme ein. Bei der Wald- und Wasserspitzmaus erfolgt unmittelbar darauf die Entwöhnung, eine Forderung, die durch die Möglichkeit der Postpartumbegattung gestellt wird. Für die Hausspitzmaus kann die Laktationsperiode noch etwas länger dauern; ein zweiter Wurf würde auch ohne Tragzeitverlängerung

erst 10 Täge später ankommen. Da die Hausspitzmäuse geselliger sind, ist zu erwarten, dass die Jungen länger im Familienverband verbleiben.

Zieht man den Zahndurchbruch und die damit zusammenhängenden Fakten wie erste Nahrungsaufnahme und potentielle Selbständigkeit als Kriterium für den Vergleich der Entwicklungsgeschwindigkeit herbei, so ergeben sich folgende Resultate: *Sorex araneus* zeigt gegenüber *Crocidura russula* nach einer Gesamtentwicklung von 46 Tagen ca. einen Tag Vorsprung, *Neomys fodiens* hinkt dagegen um einen Tag nach. Generell darf man jedoch folgern, dass die Entwicklungsnorm der beobachteten Merkmale dieselbe ist und kleine Abweichungen nach oben und nach unten vernachlässigt werden können.

Die enge zeitliche Verknüpfung von Zahndurchbruch, erster Nahrungsaufnahme und Ende der Laktationsperiode zeigt erstaunlich klar die Funktion, welche die Laktation bei den Soriciden erfüllen muss. Ihr Ende ist hier eindeutig vom Zahndurchbruch abhängig und man wäre fast versucht, diese Korrelation als eine ursprüngliche zu deuten. Bedenkt man jedoch, wie abgeleitet die Dentition der Soriciden ist, so kann man die hier gefundenen Zusammenhänge kaum als archaisch taxieren. Allerdings kann ich mich auch nicht der These von MÜLLER (1968*c*) anschliessen, die die ursprüngliche Funktion der Laktation allein im Zusammenhang mit der Kiefergelenkgenese sieht, indem jene eine afunktionelle Entwicklungsphase ermöglichen soll. Demzufolge müsste das Laktationsende mit der Malleusablösung zusammenfallen, eine Korrelation die weder bei Beutlern noch Eutherien zu beobachten ist. Diese Situation liegt einzig bei *Ornithorhynchus* vor, doch dürfen aus diesem wohl sonderbarsten Fall der Säugerontogenese kaum derart allgemeine Schlüsse gezogen werden. Zudem hat ja auch die Diskussion zum Lippenverschluss und zum Laktationsmodus gezeigt, dass alle Beobachtungen gegen eine postnatal afunktionelle Entwicklungsphase sprechen.

5. Die Wachstumsgeschwindigkeit

Zum Vergleich der Wachstumsgeschwindigkeit wurden die üblichen Standartmasse beigezogen, d.h. Gewicht, Körperlänge, Schwanz- und Hinterfusslänge. Die Ohrmuschel wurde nicht gemessen, da der eine Messpunkt, der Porus acusticus externus, lange Zeit verdeckt ist und die Ohrmuschel in der frühen Jugendzeit durch Hautveränderungen kleiner erscheint, als sie in Wirklichkeit ist. Die Wachstumskurven wurden nach den graphischen Darstellungen der Durchschnittswerte (Abb. 6/7) gezeichnet, wobei die bereits erwähnten Einwände berücksichtigt worden sind. Da die Adultgewichte von *Sorex araneus* und *Crocidura russula* ungefähr übereinstimmen, dürfen die Werte direkt verglichen werden.

Die Abbildung 23 zeigt die Wachstumskurven der drei untersuchten Arten. Der Vergleich demonstriert eindeutig, dass die zwischenartlichen Differenzen im Wachstumsverlauf für alle Messstrecken sowie für das Gewicht ähnlicher

Natur sind. Sie sind demnach vorwiegend Ausdruck eines arttypischen Ontogenesemodus, dem das Wachstum aller überprüften Organe in gleicher Weise unterworfen ist.

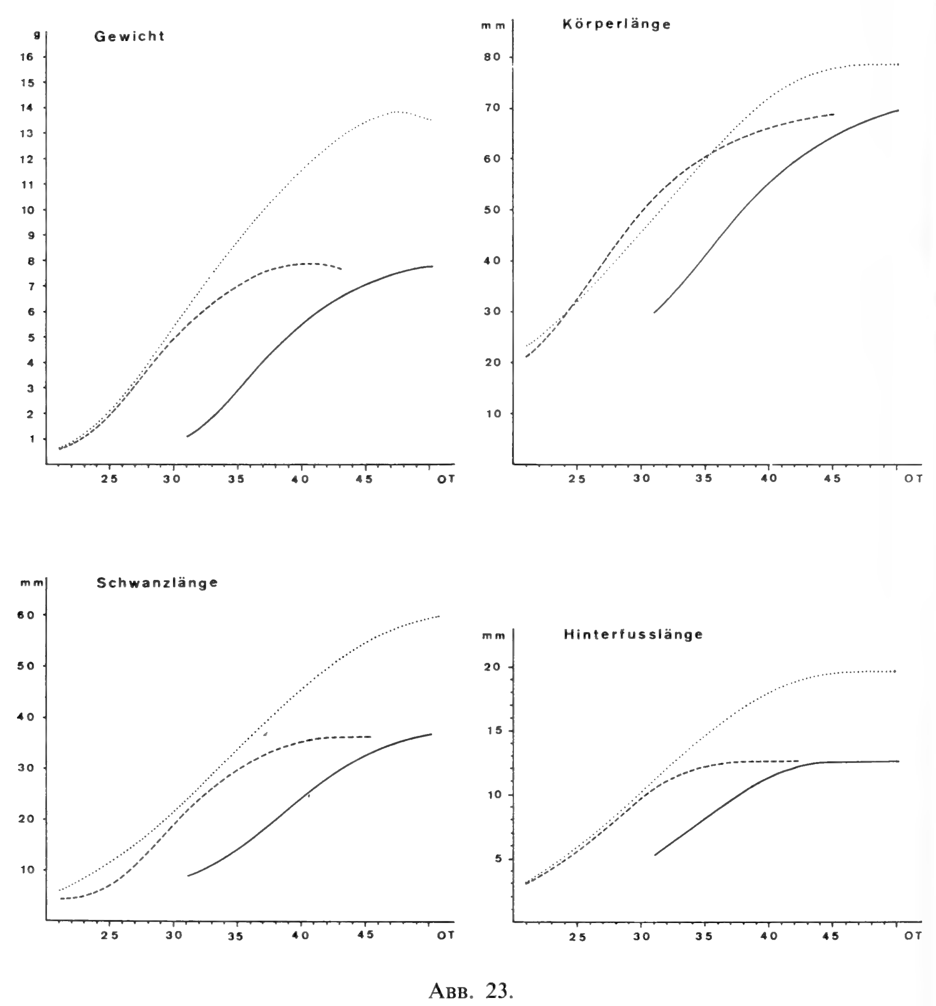


Abb. 23.

Wachstumskurven einzelner Körperteile.
. . . . . *Neomys*, - - - - *Sorex*, ——— *Crocidura*

Der Vergleich von Wald- und Wasserspitzmaus zeigt, dass das Wachstum in den ersten 10 Tagen nach der Geburt gleichartig verläuft. Während jedoch für *Neomys* die Kurven erst vom 25. PT an langsam verflachen und die Jugendgrösse mit der Selbständigkeit um den 27. Tag erreicht wird, nimmt für *Sorex* die Wachstumsintensität schon am 15. PT ab, und bereits nach 20 Tagen ist die Jugendgrösse fast erreicht, obwohl die Organdifferenzierung zu dieser Zeit

noch nicht abgeschlossen ist. Der unterschiedliche Wachstumsmodus der beiden Arten scheint demnach durch die verschiedenen Körpergrössen bedingt.

Der Vergleich von *Sorex* und *Crocidura* zeigt ganz andere, überraschende Verhältnisse. Obwohl die genau gleichen Endwerte erreicht werden, geschieht das auf andere Weise und zu einem andern Zeitpunkt. Für jeden Körperteil gilt übereinstimmend, dass die Wachstumskurve der Postnatalzeit für die Haus-

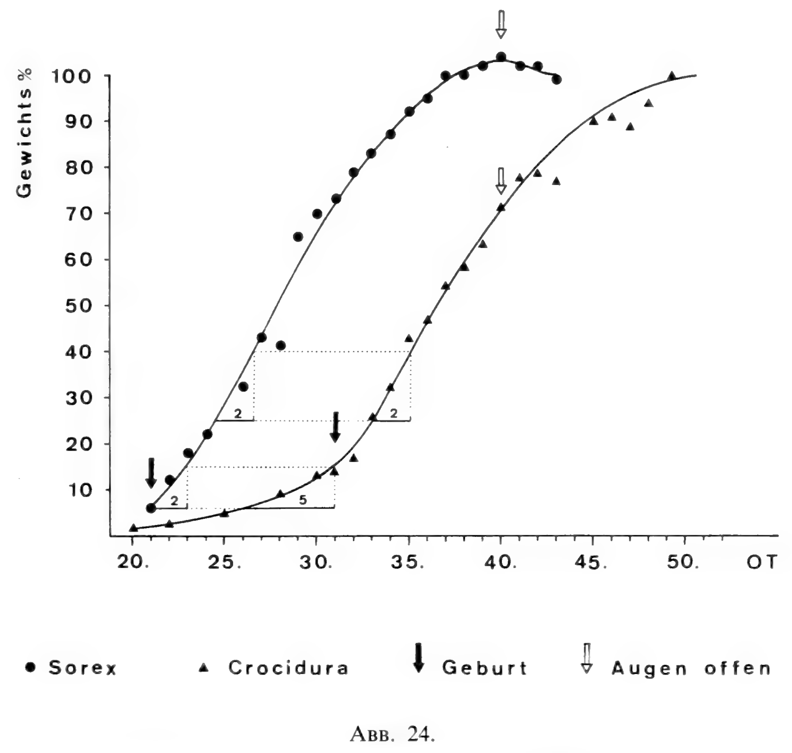


ABB. 24.

Gewichtszunahme bei *Sorex araneus* und *Crocidura russula.*

spitzmaus zeitlich um ca. 8 Tage verschoben verläuft. Diese Verschiebung kann an Hand der Gewichtsentwicklung genau analysiert werden (Abb. 24).

Das Geburtsgewicht der Hausspitzmaus wird von der Waldspitzmaus bereits 8½ Tage früher, das Endgewicht ca. 10 Tage früher erreicht. Die Kurven verlaufen nach der Geburt so ähnlich, dass man sie durch Verschiebung fast zur Deckung bringen kann. Eine Erklärung dafür kann nur gefunden werden, wenn die Embryonalperiode in den Vergleich einbezogen wird. Leider ist dies nur für *Crocidura* möglich, doch zeigen sich hier bereits interessante Aspekte. Die Wachstumskurve vom 20.—30. Ontogenesetag verläuft bei den beiden Arten ganz verschieden. Die Hausspitzmaus, die diese Zeit intrauterin verbringt, weist

nur ein sehr geringes absolutes Wachstum auf. Der Zuwachs scheint für diese Zeit gebremst; erst mit der Geburt schlägt die Wachstumsgeschwindigkeit um und ist mit der extrauterinen Entwicklungsgeschwindigkeit der Waldspitzmaus vergleichbar. Dieser wechselnde Wachstumsmodus kann an zwei Beispielen verdeutlicht werden (Abb. 24). Der Wachstumsschritt von 0,5 g (Geburtsgewicht von *Sorex*) zu 1,1 g (Geburtsgewicht von *Crocidura*) wird von der Waldspitzmaus in höchstens 2 Tagen bewältigt, die Hausspitzmaus braucht dafür 5 Tage. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist zu diesem Zeitpunkt für *Crocidura* um den Faktor 2,5 gedehnt. Diese Dehnung ist nur vorübergehend, sie hört mit der Geburt auf. Vergleicht man den Gewichtszuwachs vom 33.—35. OT der Hausspitzmaus mit der entsprechenden Gewichtszunahme der Waldspitzmaus, erfolgt diese ebenfalls in 2 Tagen, allerdings 8½ Tage früher. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist in diesem Bereich der Kurven dieselbe.

Für den unterschiedlichen Wachstumsverlauf ist demnach die Tragzeitdifferenz verantwortlich. Die Verlängerung der intrauterinen Phase wirkt sich möglicherweise auf das embryonale Wachstum verlangsamend aus, vor allem in der verlängerten Periode wird das Wachstum vorübergehend stark retardiert. Der Wachstumsmodus wird folglich durch die verlängerte Tragzeit entscheidend betroffen, im Gegensatz zur Differenzierung bestimmter Organe. Das führt zu einer etwas sonderbaren Situation. Junge Wald- und Wasserspitzmäuse haben kurz vor der Lösung des Lidverschlusses fast ihre definitive Jugendgrösse erreicht, sie erwecken deshalb den Eindruck eines riesenhaften Säuglings. Die Hausspitzmaus hat im entsprechenden ontogenetischen Alter, ebenfalls kurz vor dem Öffnen der Augen, erst 2/3 der Jugendgrösse erreicht und scheint deshalb viel kleiner als ihre nahen Verwandten. Der Begriff „riesenhafter Säugling" wurde bereits von Moor (1933) für nestjunge Maulwürfe verwendet. Das ähnliche Erscheinungsbild junger *Soricinae* und junger *Talpidae* soll jedoch erst im letzten Kapitel ausführlich diskutiert werden.

6. Die Ossifikation

a) *Vorbemerkungen*

Die Ossifikation ist ein Reifungsprozess, der sich über eine lange Phase der Embryonal- und Jugendentwicklung erstreckt. Das Auftreten der Knochenkerne ist in arttypischer Weise einem bestimmten Altersstadium zugeordnet. Ist diese Zuordnung bekannt, so kann mit Hilfe der Ossifikation das Alter undatierter Entwicklungsstadien geschätzt werden, eine Methode, die vor allem in der Humanmedizin Anwendung findet. Anhand der Ossifikationsvorgänge lässt sich deshalb die Entwicklungsgeschwindigkeit besonders gut überprüfen.

Um die zeitliche Korrelation der Ossifikationsvorgänge bei den zu vergleichenden Arten festlegen zu können, ist es nicht nötig, die Ausbildung des gesamten

Skelettes zu untersuchen. Der Vergleich kann sich auf einen Körperteil beschränken, wenn dieser einigermassen repräsentativ für die Skelettentwicklung im allgemeinen ist. Das Extremitätenskelett scheint diesen Forderungen zu genügen, sofern es nicht extremer Spezialisation oder Reduktion unterworfen ist. Bei normaler fünfstrahliger Hand- und Fussausbildung ist in der frühen Phase eine deutliche Korrelation zur Kopfossifikation festzustellen (MÜLLER, 1968*b*). Schon sehr frühzeitig, kurz nach Einsetzen der desmalen Schädelverknöcherung, bilden sich die ersten Knochenzentren im Stylo- und Zeugopodium. Später folgt die Verknöcherung des Autopodiums, dessen Zentren über eine lange Zeit der Jungendentwicklung auftreten. Aus diesem Grund wurde die Hand als Vergleichsobjekt gewählt. Sie bietet zusätzlich auch technische Vorteile, da viele der Knochen in eine Ebene gebracht werden können, was eine Rekonstruktion nach histologischen Schnitten stark erleichtert.

Auf alle die genannten Vorteile ist wahrscheintlich die Tatsache zurückzuführen, dass der zeitliche Ablauf der Ossifikation hauptsächlich am Extremitätenskelett verschiedenster Säuger studiert worden ist. Bisherige Ergebnisse wurden von CURGY (1965) in Tabellen zusammengefasst und diskutiert. In seiner Liste figuriert jedoch kein einziger Vertreter der Insektivoren. Es soll deshalb eine der untersuchten Spitzmausarten etwas ausführlicher behandelt werden, als es für den Artenvergleich notwendig ist.

b) *Material und Technik*

Zur Untersuchung des Handskelettes von *Crocidura russula* wurde eine lückenlose Serie histologischer Schnitte vom 1.—30. Postembryonaltag (31.—60 OT) verwendet; zusätzlich standen Stadien des 20., 22., 25., 28. und 30. ET zur Verfügung. Es wurde darauf geachtet, möglichst Tiere durchschnittlicher Grösse zu verwenden. In Ergänzung dazu wurden die Stadien vom 1.—10. PT als Totalpräparate mit Alizarinrot gefärbt und aufgehellt. Von *Sorex araneus* stand ebenfalls eine Serie histologischer Präparate vom 1.—25. PT (21.—45. OT) zur Verfügung. *Neomys fodiens* wurde nur stichprobenartig überprüft, d.h. die Stadien vom 1., 6., 10., 13., 15., 25. und 30. PT wurden geschnitten, ferner der 1., 4., 10. und 15. PT nach der Aufhellungsmethode untersucht. Von allen 3 Arten standen auch adulte alizarinrot gefärbte Präparate zur Verfügung.

Um das erste Auftreten von Ossifikationszentren zu beobachten, werden grundsätzlich drei wichtige Methoden angewendet: die Röntgentechnik, Aufhellungspräparate und histologische Schnittserien.

Die Röntgentechnik hat den grossen Vorteil, dass sie am lebenden Tier angewendet werden kann und deshalb erlaubt, das gleiche Individuum mehrmals während seiner Entwicklung zu beobachten. Die Anwendungsmöglichkeit beschränkt sich jedoch vor allem auf die postnatale Entwicklung. Während diese Methode für Grossäuger wahrscheinlich die einzig gangbare ist, versagt

sie bei kleinen, lebenden Objekten, da das Auflösungsvermögen bei der notwendigen kurzen Belichtungszeit zu gering ist.

Für kleinere Objekte, besonders Föten und kleine Wirbeltiere bis Hamstergrösse, eignet sich die Alizarinrotfärbung, eine Kalkdarstellung am durchsichtig gemachten Totalpräparat. Viele Methoden sind beschrieben worden, die von verschieden fixiertem Material ausgehend zum selben Ziel führen, z.B. für formalinfixiertes Material bei ROMEIS (1968). Noch einfacher geht die Färbung nach einer Fixierung mit Alkohol 90%. Zuerst wird das Präparat in Kalilauge 1% (½—1 Tag) gelegt. Danach erfolgt die Färbung in einer Lösung von 0,1‰ Alizarinrot S in 1%-iger Kalilauge, bis die Knochenkerne sichtbar rot sind (ca. 1—2 Tage). Die gefärbten Präparate werden in einer Lösung von Kalilauge (1 Teil, 1%-ig), Glyzerin (20 Teile) und Aqua dest. (79 Teile) aufgehellt (1—7 Tage) und dann in aufsteigender Konzentration in reines Glyzerin übergeführt. Grössere Transparenz wird erreicht, wenn die Präparate statt in Glyzerin via Alkohol abs. über Benzol in Benzylbenzoat geführt werden. Dabei schrumpfen jedoch die Präparate stark, so dass diese Methode mit entscheidenden Mängeln verbunden ist. Die Abbildung 33 wurde deshalb, um den Schrumpfungseffekt auszugleichen, nachträglich wieder auf die ursprünglichen Grössenverhältnisse gebracht.

Es ist zu beachten, dass durch Alizarinrot auch der verkalkte Knorpel angefärbt wird. Da dem histologisch echten Verknöcherungsprozess ein Stadium verkalkten Knorpels vorangeht, ist es eine Frage der Definition, ob man den Anfang der Ossifikation in diesen oder jenen Augenblick der Entwicklung verlegt. Definieren wir wie PETRI (1935) den Beginn mit der Färbbarkeit durch Alizarinrot, dürfen wir die Resultate direkt mit jenen vergleichen, die durch die Röntgentechnik gewonnen werden, da auch diese bereits den verkalkten Knorpel anzeigt.

Für genauere Untersuchungen zum Ossifikationsverlauf sind histologische Schnittserien unerlässlich, da mit ihrer Hilfe auch das nichtverknöcherte Gewebe und der Zustand der Gelenke beurteilt werden kann. Insbesondere lässt sich der Schluss der Epiphysenfugen nur im histologischen Präparat genau verifizieren. Andererseits ist es schwer, im entkalkten Präparat den verkalkten Knorpel zu bestimmen. Der spezielle Kalknachweis für entkalktes Gewebe nach ERÖS (1928) brachte keine befriedigenden Ergebnisse. Der verkalkte Knorpel ist im fortgeschrittenen Stadium zwar an den degenerierten Zellkernen zu erkennen, bei seinem ersten Auftreten ist er, wie ein Vergleich mit Alizarinrotpräparaten zeigte, jedoch nicht zu verifizieren. Es wurde deshalb vermieden, Befunde von histologischen Präparaten mit solchen zu vergleichen, die an aufgehellten Totalpräparaten gewonnen wurden.

Das Material wurde in Bouinscher Lösung nach der Modifikation von DUBOSQ-BRASIL (Romeis, 1968) fixiert und mit Trichloressigsäure (5%) entkalkt. Um eine optimale Lage der Knochen zu erhalten, empfiehlt es sich, die Pfötchen nach der Entkalkung zwischen zwei Objektträger einzuklemmen und in dieser

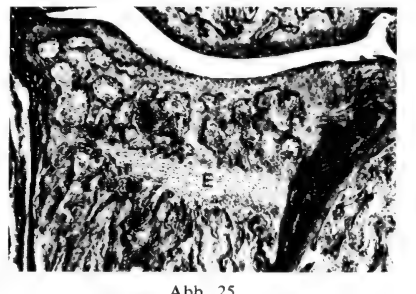


Abb. 25

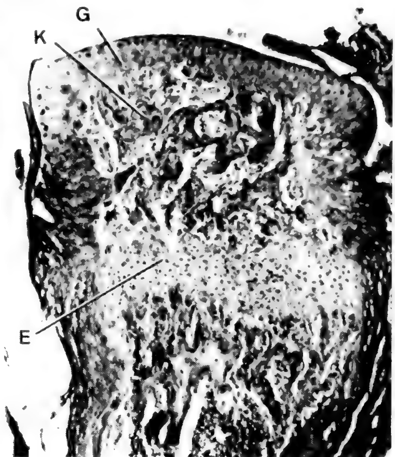


Abb. 26

Abb. 25.

Distale Radius-Epiphyse. Die Epiphyse ist stark ossifiziert, die Fuge steht kurz vor dem Abbau. (*Sorex*, 40. OT).

Abb. 26.

Dist. Epiphyse des Metacarpale III. Die Epiphyse enthält ein grosses Knochenzentrum (*Neomys*, 45. OT).

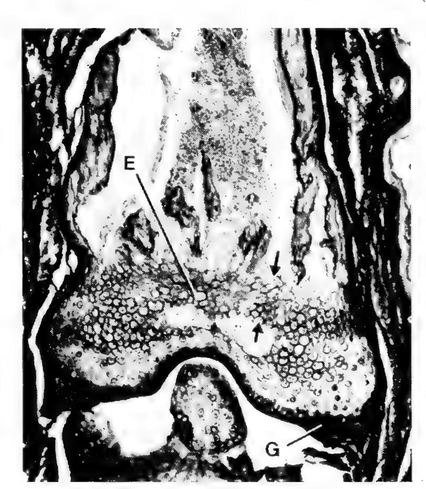
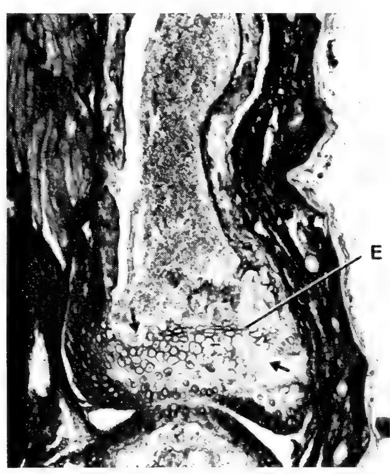


Abb. 27



Abb, 28

Abb. 27.

Prox. Epiphyse der Grundphalanx III. Das verkalkte Zentrum ist in Auflösung begriffen. Ein selbständiges Punctum ossificationis ist nur kurzfristig zu beobachten. (*Crocidura*, 44. OT).

Abb. 28.

Prox. Epiphyse des Metacarpale I. Der verkalkte Epiphysenkern wird gleichzeitig durch enchondrale Ossifikation von der Epiphyse und der Diaphyse her abgebaut. (*Crocidura*, 41. OT).

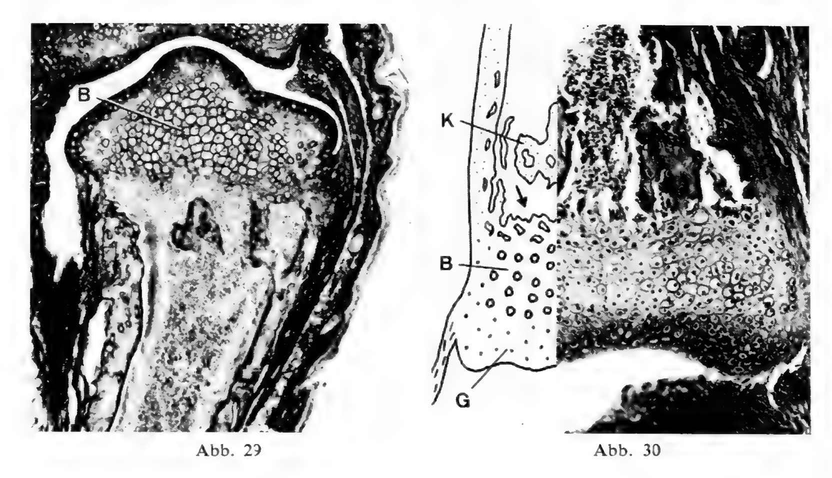


Abb. 29.

Metacarpale I, dist. Epiphyse.
Der verkalkte Epiphysenkern verknöchert von der Diaphyse her.
Die Epiphysenfuge ist bereits abgebaut. *(Crocidura*, 45. OT).

Abb. 30.

Mittalphalanx III, prox. Epiphyse.
Der verkalkte Epiphysenkern verknöchert von der Diaphyse her.
Die Epiphysenfuge ist bereits abgebaut. *(Crocidura*, 45. OT).

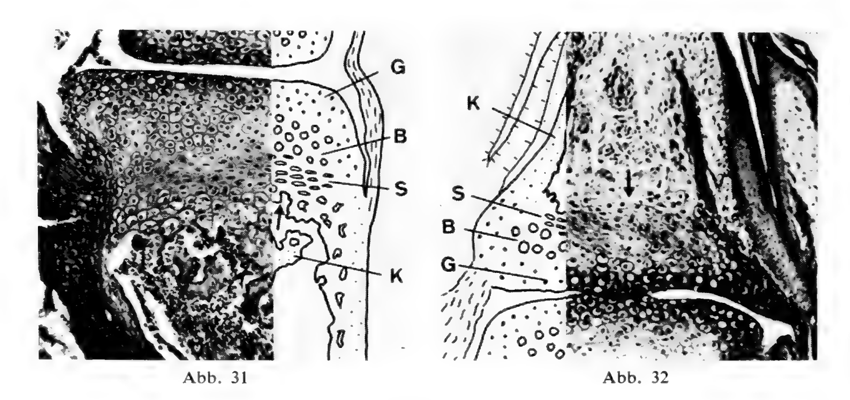


Abb. 31.

Grundphalanx III, distale Epiphyse. Atypische Epiphyse, die nur während der Dauer zweier Tage ein verkalktes Zentrum aufweist, dann aber sofort von der Diaphyse her abgebaut wird. *(Crocidura*, 39. OT).

Abb. 32.

Endphalanx I. Während der Dauer eines Tages erscheint in der Alizarinrotfärbung ein verkalktes Epiphysenzentrum. *(Crocidura*, 39. OT).
Abkürzungen: B verkalkter Blasenknorpel, E Epiphysenfuge,
G Gelenkknorpel, K Knochenbälkchen, S Säuleinknorpel.
Die Pfeile zeigen die Richtung des Knorpelabbaues an.

Lage fixiert bis ins Butanol hinaufzuführen. Die einzelnen Elemente kommen dadurch in eine Ebene zu liegen. Als Einbettungsmittel erwies sich Paraplast als sehr günstig. Je nach Präparat wurden Schnittdicken von 8 oder 10 Mikron gewählt. Als histologische Übersichtsfärbung wurde vorwiegend Azan nach HEIDENHEIN (ROMEIS, 1968) angewendet, in vereinzelten Fällen auch die Bindegewebsfärbung nach LADEWIG (1944).

c) *Histologische Befunde zur Ossifikation des Handskelettes*

Bevor auf die für unsere Untersuchung wesentliche Entwicklungsgeschwindigkeit eingegangen werden kann, soll das Ossifikationsgeschehen des Handskelettes genau beschrieben werden. Als Beispiel wird die Hausspitzmaus herangezogen; die Vorgänge laufen bei der Wald- und Wasserspitzmaus auf gleiche Weise, jedoch in einem artspezifischen Rhythmus ab. Die zeitlichen Angaben zur Metacarpus- und Phalangenentwicklung beziehen sich, sofern nichts anderes vermerkt ist, auf den III. Strahl.

Zeugopodium: Aus technischen Gründen wurden die Pfötchen kurz hinter dem Handgelenk abgeschnitten, so dass nur die distalen Epiphysen von Radius und Ulna beobachtet werden konnten. Der Ossifikationsvorgang erfolgt hier auf jene Weise, wie er für die meisten Röhrenknochen typisch ist und in jedem Lehrbuch der Histologie dargestellt wird (z.B. BARGMANN, 1962).

Als Beispiel sei die Ulna-Epiphyse beschrieben; die Radius Epiphyse zeigt in ihrer Histogenese keine Abweichnung. Am 35. OT ist im Aufhellungspräparat erstmals ein verkalktes Epiphysenzentrum am distalen Ende der Ulna sichtbar. Im histologischen Schnittpräparat ist die Verkalkungszone am aufgetriebenen Blasenknorpel und an den z.T. bereits degenerierten Zellkernen zu erkennen. Sukzessive wächst die Verkalkungszone in zentrifugaler Richtung, bis schliesslich nur noch eine schmale Randzone im Bereich des Gelenkknorpels und die Epiphysenfuge unverkalkt bleiben. Am 38. OT wird an einer kleinen Stelle vom Perichondrium her die Epiphyse eröffnet, die Chondroklasten wandern ein und rücken, den Blasenknorpel abbauend, langsam zum Zentrum der Epiphysen vor. Von hier aus erfolgt der Knorpelabbau nach allen Seiten. Da auch von der Diaphyse her die Verknöcherungszone weiter nach distal fortschreitet, wird die Epiphysenfuge sukzessive schmaler (Abb. 25). Die endgültige Auflösung der Fuge wird am 57.—58. OT erreicht.

Basipodium: Da einerseits die Homologienfrage noch heute nicht restlos geklärt ist, andererseits die Anzahl und Lage der Carpalia und Tarsalia ungefähr mit derjenigen des Menschen übereinstimmen, sollen hier die Namen der anatomischen Nomenklatur verwendet werden. Damit sind Missverständnisse der Interpretation von vornherein ausgeschlossen. Der grösste Unterschied zwischen den untersuchten Arten tritt in der Ausbildung von Scaphoid und Lunatum in Erscheinung. Diese beiden Elemente sind bei *Neomys* zeitlebens

getrennt, obwohl sie auf der ganzen Berührungsfläche durch eine starke Syndesmose verbunden sind. Bei *Sorex* und *Crocidura* dagegen erscheinen diese Elemente als einheitliche Knorpelanlage (das Frühstadium wurde nicht untersucht), in der die Ossifikation von nur einem Zentrum aus realisiert wird. Der Ossifikationsvorgang zeigt bei den Carpalia besonders deutlich die Diskrepanz zwischen Alizarinrotfärbung und histologischem Schnittbild. Als Beispiel sei das Triquetrum herausgegriffen. Bei der Hausspitzmaus ist im Aufhellungspräparat am 34. OT erstmals ein kleines Kalkzentrum zu erkennen, das sich sukzessive vergrössert. Der hyaline Knorpel nimmt zur selben Zeit etwas blasige Struktur an, doch ist bei der Azanfärbung die Grenze zwischen verkalktem und unverkalktem Gewebe nicht zu erkennen. Erst zwei Tage später wird das Triquetrum vom Perichondrium her eröffnet, ohne dass vorher eine eindeutige perichondrale Ossifikation festzustellen ist. Die Eröffnungshöhle, erkenntlich u.a. an den vielen Erythrocyten, vergrössert sich stetig, bis der Knorpel bis auf eine schmale Randzone abgebaut ist.

Metapodium: Die Ossifikation der *Metacarpal-Diaphysen* geht ohne Abweichung vom bekannten Grundschema vor sich. Am 28. OT tritt erstmals eine feine, ringförmige perichondrale Knochenmanschette auf, während der Knorpel der entsprechenden Zone blasige Struktur annimmt. Bereits einen Tag später ist diese Stelle verkalkt. Am 30. OT wird die Diaphyse durch Chondroklasten eröffnet, und die enchondrale Ossifikation beginnt. Diese schreitet nach distal langsam, in proximaler Richtung jedoch ziemlich rasch voran, wobei hinter der Zone des Knorpelabbaues stets eine Schicht mit Säulenknorpel festzustellen ist. Es darf deshalb angenommen werden, dass während dieser Zeit auch am proximalen Ende ein schwaches Längenwachstum stattfindet. Bis am 37. OT ist jedoch das proximale Ende bis auf geringe Knorpelreste verknöchert.

Die Epiphysen der Metacarpalia weisen in ihrem Entwicklungsmodus einige Besonderheiten auf. Die Metacarpalepiphysen der Strahlen II—V verknöchern zwar nach dem bekannten Schema, wie es für die Ulna-Epiphyse bereits ausführlich beschrieben worden ist, doch fällt auf, dass die zeitlichen Proportionen von verkalktem Knorpel zu ossifizierter Epiphyse zu Gunsten des ersteren verschoben sind. Der verkalkte Epiphysenkern tritt im III. Strahl am 36. OT auf. Die Eröffnung durch Chondroklasten und damit das erste Anzeichen der enchondralen Ossifikation ist am 44. OT festzustellen. Bereits 4 Tage später wird die Epiphysenfuge abgebaut und die Einheit mit der Diaphyse hergestellt. Abbildung 26 zeigt diese Epiphyse bei *Neomys*.

Die Verhältnisse im I. Strahl liegen noch extremer. Das verkalkte Zentrum der proximalen Epiphyse tritt am 37. OT auf. Am 41. OT beginnt die enchondrale Ossifikation (Abb. 28), doch bereits ein Tag später ist die Epiphysenfuge von beiden Seiten her durchbrochen, und nur noch einige kleine Knorpelreste sind von ihr übriggeblieben. Die distale Epiphyse ist noch stärker reduziert. Die

Verkalkung des Epiphysenknorpels beginnt am 38. OT. Am 44. OT ist der Säulenknorpel, der die Epiphysenfuge gegen die Diaphyse begrenzt, gänzlich abgebaut, und der Blasenknorpel der Epiphyse grenzt direkt an den primären Markraum (Abb. 29). Im Aufhellungspräparat erscheint folglich das Metacarpale I bereits als Einheit. Der verbleibende Epiphysenknorpel wird nun sukzessive von der Diaphyse her abgebaut. Dieser Vorgang ist am 47. OT abgeschlossen. Während der gesamten Entwicklung bildet hier die distale Epiphyse kein eigenes Ossifikationszentrum aus.

Acropodium:

Die *Grundphalangen*: Die diaphysäre Ossifikation geschieht auf normale Weise wie z.B. im Metacarpus. Bevor jedoch der Säulenknorpel auf der **distalen** Seite abgebaut ist, entsteht am Knochenende ein blasenknorpeliges Zentrum, das am 37. OT verkalkt und noch am 38. OT im Alizarinrotpräparat wie ein kleiner Epiphysenkern erscheint (Abb. 31, 33). Am 39. OT ist jedoch der Blasenknorpel vom Markraum her bereits aufgelöst. Damit ist auch die Fuge zwischen dem verkalkten Knorpelzentrum und der enchondralen Verknöcherung der Diaphyse verschwunden, und das distale Knochenende erscheint im Durchsichtpräparat wieder als Einheit (Abb. 33). Bis zum 41. OT werden die letzten Reste des Blasenknorpels dieser Region abgebaut.

Das proximale Ende der Grundphalanx zeigt eine normale Epiphysenbildung. Im Aufhellungspräparat ist am 37. OT das verkalkte Zentrum sichtbar. Die enchondrale Ossifikation beginnt jedoch erst am 44. OT (Abb. 27). Bereits ein Tag später ist die Epiphysenfuge vollständig abgebaut. Auch hier ist demnach das Stadium einer verknöcherten Epiphyse auf eine sehr kurze Übergangszeit beschränkt.

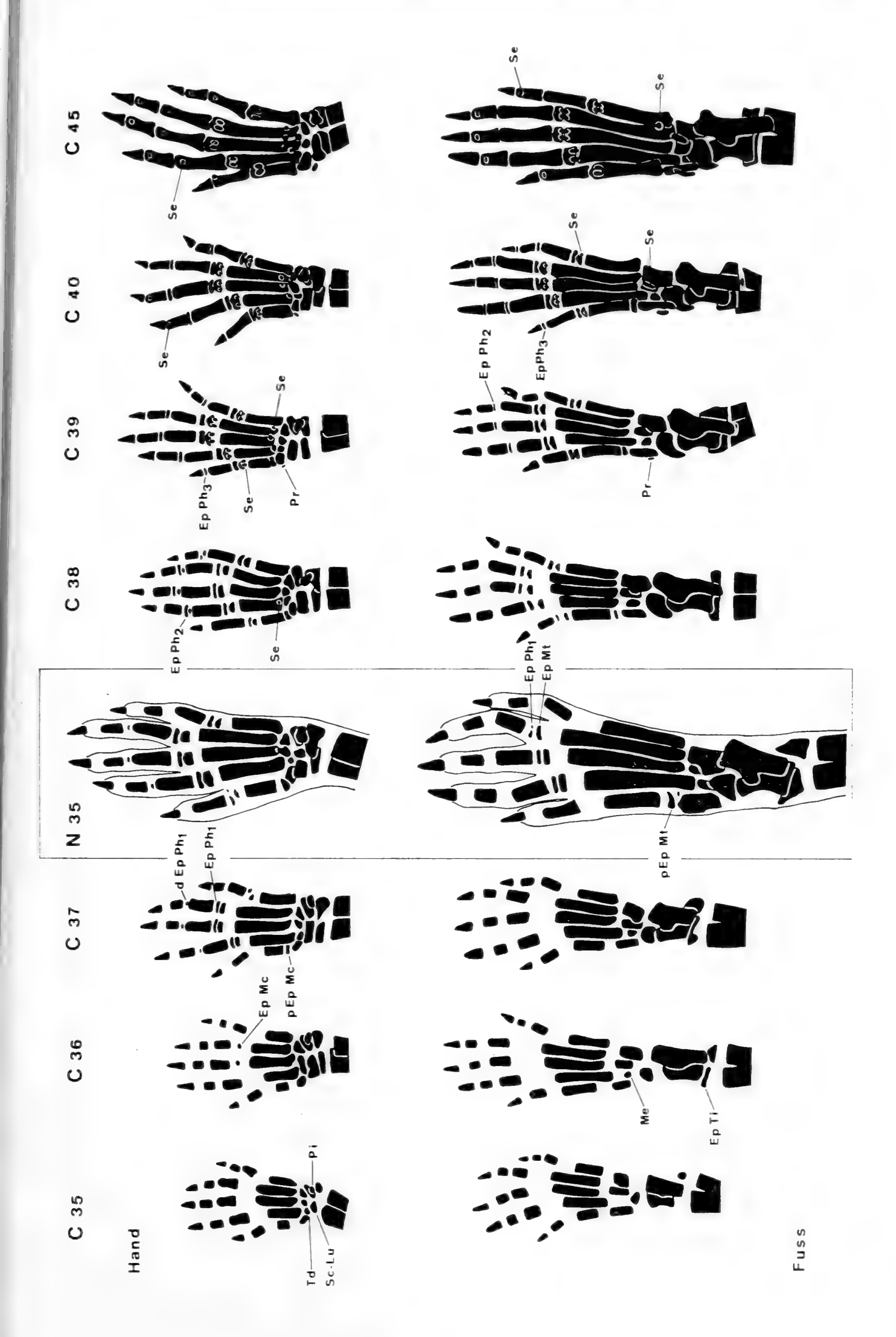
Die *Mittelphalangen*: Die diaphysäre Verknöcherung stellt keine Probleme, sie geht ohne Bildung eines speziellen Kalkzentrums am distalen Ende vor sich. Die proximale Epiphysenbildung weicht jedoch vom gewohnten Modus ab. Am 38. OT erscheint zwar das verkalkte Zentrum (Abb. 30). Eine enchondrale Verknöcherung der Epiphyse tritt jedoch nie auf. Am 44. OT wird von der Diaphyse her die Epiphysenfuge abgebaut, und bereits am folgenden Tag verschwindet auch der Blasenknorpel (Abb. 33).

Die *Endphalangen*: Die erste Verknöcherung beginnt bereits am 25. OT am distalen Ende. Von hier aus schreitet die peri- und enchondrale Ossifikation langsam nach proximal. Noch bevor die Basis erreicht ist, entsteht hier ein Zentrum aus Blasenknorpel, das für kurze Zeit, am 39. OT verkalkt und im Aufhellungspräparat als normale Epiphyse erscheint (Abb. 32 und Abb. 33). Spätestens am folgenden Tag hat jedoch die fortschreitende Verkalkung der Diaphyse diese „Epiphyse“ erreicht, so dass die Endphalanx im Aufhellungs-

ABB. 33.

Auftreten der Ossifikationszentren in Hand und Fuss bei *Crocidura russula* (C). Dazwischen einige entsprechende Stadien von *Sorex araneus* (S) und *Neomys fodiens* (N). Die Zahlen bezeichnen das ontogenetische Alter. Jedes Zentrum ist nur bei seinem ersten Auftreten bezeichnet.

Abkürzungen: Ca Calcaneus, Cu Cuboid, Fi Fibula, Ec Ectocuneiforme, En Entocuneiforme, Ep Epiphyse, Ha Hamatum, Lu Lunatum, Mc Metacarpus, Me Mesocuneiforme, Mt Metatarsus, Na Naviculare, Ph Phalanx, Pi Pisiforme, Pr Praepollex/Praehallux, Ra Radius, Sc Scaphoid, Se Os sesamoideum, Ta Talus, Ti Tibia, Td Trapezoid, Tm Trapezium, Tr Triquetrum, Ul Ulna, d distal, p proximal.


C 35
C 36
C 37
N 35
C 38
C 39
C 40
C 45
Hand
Fuss
Se
Ep Ph2
EpPh3
Ep Ph3
Pr
Ep Ph1
Ep Mt
d Ep Ph1
pEp Mt
Ep Mc
pEp Mc
Me
Ep Ti
Pi
Td
Sc-Lu

präparat wieder als Einheit erscheint. Diese Bildung steht in ihrer Art zwischen einer Epiphyse, die ohne eigenes Punctum ossificationis verknöchert, wie z.B. die proximale Epiphyse der Mittelphalanx, und einer atypischen Epiphyse am distalen Ende der Grundphalanx, in welcher nur für kurze Zeit ein Kalkzentrum angedeutet wird.

d) *Zeit und Reihenfolge im Ossifikationsgeschehen der Handentwicklung*

Da die histologischen Prozesse der Handossifikation bei allen Arten sehr ähnlich verlaufen, dürfen entsprechende Ausbildungsstadien direkt miteinander verglichen werden. Ergeben sich dabei Unterschiede im Zeitplan, können daraus Rückschlüsse über Entwicklungsbeschleunigungen oder Verzögerungen gezogen werden. Für den Vergleich sind jedoch nur jene Entwicklungsschritte brauchbar, die sich als qualitative, zeitlich fixierbare Veränderungen manifestieren. Einerseits konnte mit Hilfe der Alizarinrotfärbung das erste Auftreten von Kalk- und Knochenzentren nachgewiesen werden. Anderseits liessen sich auch in den histologischen Präparaten Entwicklungsschritte zeitlich genau fixieren. Als günstige Vergleichspunkte erwiesen sich der Beginn der enchondralen Ossifikation und der Schluss der Epiphysenfugen. Um den Vergleich nicht zu überlasten, wurden vom Metacarpus nur der I. und der III. Strahl, von den Fingern nur der III. Strahl berücksichtigt; das Geschehen in den übrigen Strahlen weicht höchstens um einen Tag ab.

Crocidura russula: In der Abbildung 33 sind alle untersuchten Stadien wiedergegeben, die nach der Aufhellungsmethode präpariert worden sind. Das zeitliche Auftreten der Knochenkerne sowie die wichtigsten histologischen Vergleichspunkte sind in der Tabelle 6 zusammengestellt.

Sorex araneus: Der Ossifikationsmodus von *Sorex araneus* verläuft ähnlich wie bei *Crocidura russula*. Als Grundlage zum Vergleich dienten lückenlose Schnittserien der Tagesstadien von der Geburt bis zur vollständigen Verknöcherung aller Skelettelemente. Die wichtigsten Daten, d.h. der Beginn der enchondralen Ossifikation und der Schluss der Epiphysenfugen, sind in der Tabelle 7 zusammengestellt. Da das Material knapp war, wurden nur wenige Stadien aufgehellt. Die Geburtssituation wurde zum Vergleich mit den andern Arten der Abbildung 33 beigefügt.

Neomys fodiens: Der Ossifikationsvorgang wurde an Hand von Stichproben überprüft. Durchsichtspräparate vom 1., 4., 10. und 15. OT zeigen, dass sich die Stadien harmonisch in die Entwicklungsreihe der Hausssspitzmaus einfügen lassen (Abb. 33). Die histologischen Schnittserien vom 1., 6., 10., 13., 15., 25. und 30. OT beweisen, dass der Modus der histologischen Vorgänge mit den Wald- und ausspitzmäusen übereinstimmt. Die Daten der Stichproben gehen aus Abbildung 34 hervor.

TABELLE 6

Wichtige Zeitpunkte im Ossifikationsgeschehen des Handskelettes bei Crocidura russula: *Auftreten der durch Alizarinrot nachweisbaren Kalk- und Knochenzentren, Beginn der enchondralen Ossifikation und Abbau der Epiphysenfugen.*

Element	Alizarinrotfärb.	enchondrale Oss.	Epiphysenschluss
Radius, dist. Ep.	36	40	58
Ulna, dist. Ep.	35	39	56
Scapholunatum	34	36	
Triquetrum	34	36	
Pisiforme	35	37	
Trapezium	35	37	
Trapezoid	35	38	
Capitatum	34	38	
Hamatum	34	37	
Metacarpale I	30	33	
Ep. prox.	37	41	42
Ep. dist.	38	—	
Metacarpale II	28		
Ep. dist.	37		
Metacarpale III	28	29	
Ep. dist.	36	44	48
Metacarpale IV	28		
Ep. dist.	36		
Metacarpale V	29		
Ep. dist.	37		
Grundphalanx I	29		
Ep. prox.	37		
Grundphalanx II	29		
Ep. prox.	37		
Grundphalanx III	29	31	
Ep. prox.	37	44	45
Grundphalanx IV	29		
Ep. prox.	37		
Grundphalanx V	29		
Ep. prox.	37		
Mittelphalanx II	30		
Ep. prox.	38		
Mittelphalanx III	30	32	
Ep. prox.	38	—	45
Mittelphalanx IV	30		
Ep. prox.	38		
Mittelphalanx V	30		
Ep. prox.	38		
Endphalanx I	25		
Ep.	39		
Endphalanx II	25		
Ep.	39		
Endphalanx III	25		
Ep.	39	—	40
Endphalanx IV	25		
Ep.	39		
Endphalanx V	25		
Ep.	39		

TABELLE 7

Wichtige Zeitpunkte im Ossifikationsgeschehen des Handskelettes bei Sorex araneus: *Beginn der enchondralen Ossifikation (en. Oss.) und Abbau der Epiphysenfugen (Ep.-Schluss).*

Element	en. Oss.	Ep.-Schluss
Radius, dist. Ep.	33	42
Ulna, dist. Ep.	32	43
Scapholunatum	30	
Triquetrum	30	
Pisiforme	32	
Trapezium	30	
Trapezoid	31	
Capitatum	30	
Hamatum	30	
Metacarpale I	27	
Ep. prox	35	37
Ep. dist.	—	37
Metacarpale III	25	
Ep. dist.	37	41
Grundphalanx III	27	
Ep. prox.	36	39-40
Mittelphalanx III	27	
Ep. prox.	—	39
Endphalanx III	20	

e) *Vergleich der untersuchten Arten*

Trotz übereinstimmender Histogenese der Knochenelemente können arttypische Abweichungen in der Reihenfolge ihres Auftretens beobachtet werden. Das hat zur Folge, dass zwei entsprechende Entwicklungsstadien der zu vergleichenden Arten doch in wesentlichen Punkten voneinander abweichen. Ein objektiver Vergleich ergibt sich deshalb nur aus der Korrelation der einzelnen Elemente (Abb. 34).

Aus der Zusammenstellung (Abb. 34) gehen zwei Arten von Heterochronien hervor. Die eine entspricht den bereits erwähnten arttypischen kleinen Verschiebungen der einzelnen Elemente. Sie manifestiert sich am deutlichsten durch die sich überkreuzenden Linien. Die zweite Form einer Heterochronie betrifft sämtliche Elemente und ist darum von viel grösserer Bedeutung: alle Vergleichspunkte treten bei der Waldspitzmaus um eine beträchtliche Zeitspanne früher auf als bei der Hausspitzmaus. Die anfänglichen Unterschiede von 4—5 Tagen werden mit fortschreitendem Alter vergrössert; bei den letzten Elementen betragen sie sogar 7—15 Tage. Die Entwicklungsgeschwindigkeit bezüglich der Ossifikation ist folglich bei *Sorex* sowohl in der Embryonal- als auch in der Jugendphase grösser als bei *Crocidura*.

Der Vergleich mit *Neomys* zeigt nochmals andere Verhältnisse. Die Geburtssituation stimmt bei der Wald- und Wasserspitzmaus genau überein. Während der gesamten Embryonalzeit verläuft die Entwicklung bei beiden Arten gleich

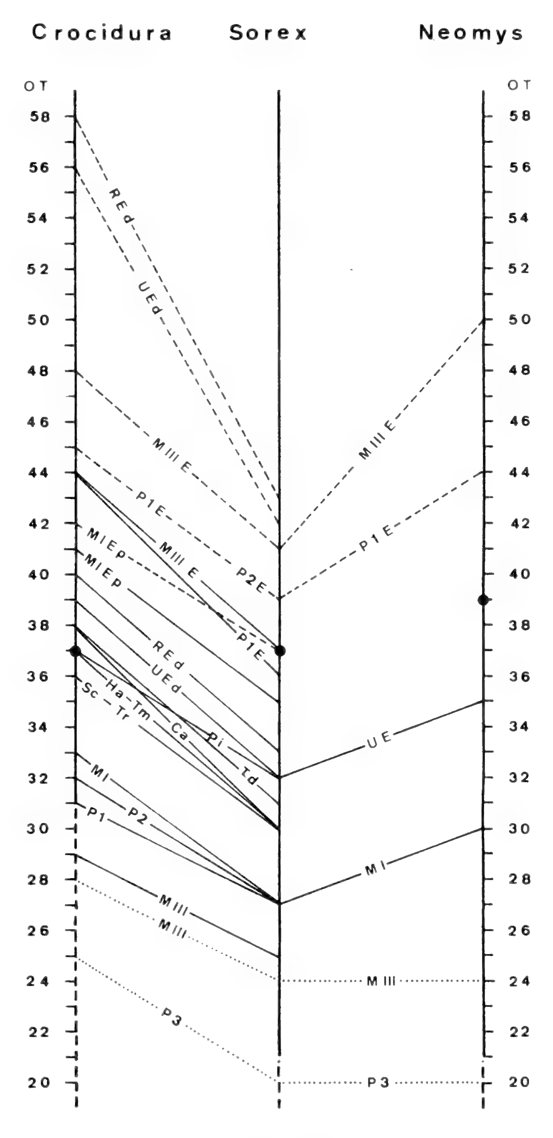


Abb. 34.

Zeitliche Korrelation der enchondralen Ossifikation und des Epiphysenschlusses im Handskelett. . . . . . . Diaphyse verkalkt, ——— Beginn der enchondralen Ossifikation, - - - - - - Epiphysenfuge abgebaut. Abkürzungen: E Epiphyse, M Metacarpus, P 1 Grundphalanx, P 2 Mittelphalanx, P 3 Endphalanx, R Radius, U Ulna; übrige Abkürzungen wie in Abb. 33. Schwarzer Punkt: Zeitpunkt der Lösung des Zehenverschlusses.

schnell, die Verbindungslinien liegen daher am 21. OT waagrecht. Gegenüber der Hausspitzmaus besteht folglich zu diesem Zeitpunkt ein Entwicklungsvorsprung von 5 Tagen. Dieser Vorsprung nimmt nach der Geburt langsam ab; gewisse Elemente wie z.B. die Grundphalangen weisen gegen Ende der Jugendentwicklung nur noch einen Vorsprung von 1—2 Entwicklungstagen auf. Das bedeutet, dass die anfänglich grössere Entwicklungsgeschwindigkeit nach der Geburt umschlägt und während der Postnatalentwicklung kleiner ist als jene der Hausspitzmaus. Diese Änderung im Entwicklungstempo hat zur Folge, dass nach anfänglich gleicher Ausgangssituation am 21. OT die Wasserspitzmaus gegenüber der Waldspitzmaus einen sich allmählich vergrössernden Ossifikationsrückstand aufweist.

Die Untersuchung zum Ossifikationsgeschehen bestätigt den bereits auf Grund äusserlicher Merkmale festgestellten Sachverhalt, dass die Geburtsreife von *Sorex* und *Neomys* gegenüber jener von *Crocidura* deutlich abweicht. Die Hausspitzmäuse weisen bei der Geburt den Ossifikationsgrad der typischen Eutheria-Nesthocker auf. Die Anzahl der Knochenzentren im Handskelett stimmt genau mit derjenigen der Hausmaus (*Mus musculus*) überein. Der Geburtszustand der Wald- und Wasserspitzmäuse ist dagegen wesentlich primitiver. Die Anzahl der Knochenzentren im Handskelett entspricht genau der Situation neonater Beutler. Es verknöchern hier, wie bei den *Marsupialia*, die Endphalangen als erste Handelemente, eine Reihenfolge, die unter den *Placentalia* sonst nur noch für wenige Primaten, z.B. den Menschen, bekannt ist. Da die Schädelossifikation in diesem Altersabschnitt wesentlich reichhaltigere Vergleichsmöglichkeiten bietet, soll der Ausbildungsgrad der neonaten Wald- und Wasserspitzmäuse und seine Beziehung zu den extremen Nesthockern der *Marsupialia* und den bekannten Nesthockern der *Eutheria* in einem gesonderten Kapitel untersucht werden.

Für die verschiedenen Tragzeiten der Soriciden ist demnach die **unterschiedliche Geburtsreife** mitverantwortlich. Allerdings beträgt der Unterschied der Tragzeit 10 Tage, die Geburtssituation von *Crocidura* wird durch *Sorex* jedoch bereits nach 5 Entwicklungstagen erreicht! Diese Differenz kommt, wie die Gegenüberstellung der Entwicklungszeiten gezeigt hat, durch eine **unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit** zustande. Diese Feststellung gilt vorerst jedoch nur für das Skelett, nicht aber für die übrige Entwicklung. Der Vergleich anderer Entwicklungsmerkmale wie die transitorischen Verschlüsse und die Sinushaare hat ja auf eine **gleiche Entwicklungsgeschwindigkeit** hingewiesen. Eine mögliche Deutung dieser Widersprüche soll unter Berücksichtigung aller gefundener Fakten in der folgenden Diskussion versucht werden.

7. Diskussion zum Ontogenesemodus und zur Tragzeit der Soriciden

a) *Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Soriciden*

Der Entwicklungsmodus einer Art wird durch die Tragzeit und den Geburtszustand nur ungenügend charakterisiert, da Änderungen im Entwicklungsrhythmus dadurch nicht erfasst werden. Diese können jedoch von grosser Bedeutung sein, wie das Beispiel der Beuteltiere zeigt, die u.a. durch eine extreme postnatale Entwicklungsdehnung gekennzeichnet sind. Deshalb sind Angaben zur Entwicklungsgeschwindigkeit eine Voraussetzung für die vergleichende Beurteilung und eine mögliche phylogenetische Deutung.

Die Tragzeit, so konnte in der Untersuchung zur Fortpflanzungsbiologie (Vogel, 1972) gezeigt werden, stimmt bei *Sorex araneus* und *Neomys fodiens* überein; sie beträgt 20 Tage (Geburt am 21. OT). Diejenige von *Crocidura russula* weicht stark ab, sie beträgt 30 Tage. Die Geburtszustände der Wald- und Wasserspitzmäuse sind sehr ähnlich; neonate Hausspitzmäuse dagegen sind deutlich weiterentwickelt und stehen daher auf einem evolutiv höheren Niveau. Es stellt sich nun die Frage, ob die verlängerte Tragzeit allein durch das Hinausschieben des Geburtstermins oder nicht wenigstens zum Teil durch eine Änderung der Entwicklungsgeschwindigkeit verursacht wird, die unabhägig vom Geburtszustand verwirklicht sein könnte. Beispiele für solche Unterschiede in der Entwicklungszeit bei gleichem Geburtszustand sind zahlreich; es seien hier nur *Mesocricetus* mit 16 Tagen und *Microtus* mit ca. 20 Tagen Tragzeit angeführt, beide zur gleichen Familie der *Cricetidae* gehörend.

Der Ontogenesevergleich bei den Soriciden zeigt nun, dass sich die untersuchten Organe recht verschieden verhalten. Sehr auffallend ist z.B. der unterschiedliche Verlauf der Wachstumskurven. Ein Beispiel aus der Gewichtskurve soll dies veranschaulichen: Obwohl die ausgewachsene Waldspitzmaus mit 11 g Adultgewicht durchschnittlich 1 g leichter ist als die Hausspitzmaus, wiegt *Sorex* am 31. OT 5,6 g, *Crocidura* aber erst 1,1 g! Das Gewicht von 5,5 g wird von der Hausspitzmaus erst am 40. OT erreicht. Eine ähnliche Situation ist für das Ossifikationsgeschehen festzustellen: Das der neugeborenen Waldspitzmaus entsprechende Stadium wird von der Hausspitzmaus statt am 21. erst am 26. Ontogenesetag erreicht. Dieser Abstand vergrössert sich mit zunehmendem Alter noch stärker.

Bezüglich der Ossifikation müssten von den 10 Tagen Tragzeitdifferenz 5 auf den unterschiedlichen Geburtszustand, die restlichen 5 Tage jedoch auf einen Unterschied in der Entwicklungsgeschwindigkeit zurückzuführen sein.

Dieser Interpretation widerspricht jedoch die Tatsache, dass andere Vergleichspunkte der Entwicklung, beispielsweise das Öffnen von transitorischen Verschlüssen, der Schnurrhaardurchbruch, der Zahndurchbruch sowie die

potentielle Selbständigkeit, bei allen drei Arten nahezu synchron erreicht werden. Diese zeitlich übereinstimmenden Vergleichspunkte müssten als extreme Heterochronien gedeutet werden, die ganz zufällig auf denselben Zeitpunkt fallen, da bei einer angenommenen Veränderung der Entwicklungsgeschwindigkeit die absolute Zeitmessung nicht mehr als Vergleichsmassstab dienen darf. Eine solche Erklärung würde den Fakten keineswegs gerecht. Es drängt sich deshalb folgende Interpretation auf: *Sorex* und *Neomys*, die auf einer primitiveren Stufe geboren werden, zeigen phylogenetisch ältere Zustände und sind deshalb primäre Entwicklungsformen. *Crocidura* hat seine Vorfahrentragzeit von 20 Tagen zu Gunsten einer evoluierteren Geburtssituation um 10 Tage verlängert. Dieser Schritt vom primitiven zum evoluierten Nesthocker, der beispielsweise von den Marsupialiern nicht bewältigt werden konnte, hatte grosse Umstellungen im Entwicklungsrhythmus zur Folge, die einen deutlich abgewandelten Ontogenesemodus ergaben. Wichtige Entwicklungsprozesse wie Körperwachstum und Ossifikation konnten sich nun einen beträchtlich langsameren Rhythmus leisten oder wurden durch den Milieuwechsel dazu gezwungen. Andere Merkmale behielten jedoch völlig unabhängig davon ihre ursprüngliche Entwicklungsgeschwindigkeit bei, wie z.B. ein Teil der transi-torischen Verschlüsse. Gerade durch sie wird dieser Vorgang sehr drastisch demonstriert, weil das übrige Integument — abgesehen von der Sinushaarentwicklung — sich ganz der neuen Situation anpasst.

Dass diese Interpretation nicht nur aus zufälligen Übereinstimmungen konstruiert ist, sondern für Soriciden allgemeine Geltung haben dürfte, kann durch ein weiteres Beispiel belegt werden. Die Daten zur Entwicklung der Etruskerspitzmaus (*Suncus etruscus*, *Crocidurinae*), die allerdings an einem relativ kleinen Material gewonnen wurden (VOGEL, 1970), passen genau ins Schema. Da die Tragzeit mit 27½ Tagen zwischen denjenigen unserer Vergleichstiere liegt, müssten einerseits die variablen Merkmale ebenfalls eine Zwischenstellung einnehmen, die andern sich jedoch synchron zu jenen der hier untersuchten Arten verhalten. Die Abbildung 35 zeigt, dass diese Forderungen verwirklicht sind. Die Augen öffnen sich am 42.—43. OT, der Zahndurchbruch und das Ende der Laktationsphase fallen zeitlich mit den entsprechenden Fakten bei den andern Arten zusammen und dies bei einem Tier, das mit einem Adultgewicht von durchschnittlich 2 g 6mal leichter ist als die Hausspitzmaus und 9mal leichter als die Wasserspitzmaus. Dass die Entwicklungsgeschwindigkeit von der Körpergrösse nur wenig beeinflusst zu werden braucht, zeigen die Verhältnisse bei *Rattus norvegicus* und *Micromys minutus*. Bei ähnlicher Geburtssituation beträgt der Tragzeitunterschied nur 2 Tage, wobei die Ratte aber ca. 40mal schwerer ist. Da bei einer Tragzeitdifferenz von 10 Tagen die Ossifikation der Hausspitzmaus um 5 Tage verzögert ist, sollte bei einer Tragzeitdifferenz von 3 Tagen, wie sie zwischen *Suncus* und *Crocidura* vorliegt, ein Ossifikationsunterschied von 1½

Tagen realisiert sein. Im Geburtsmoment ist *Suncus* gegenüber *Crocidura* um einen Tag voraus, bis zum 31. OT vergrössert sich der Abstand auf 2 Tage und erfüllt demnach genau die theoretischen Erwartungen.

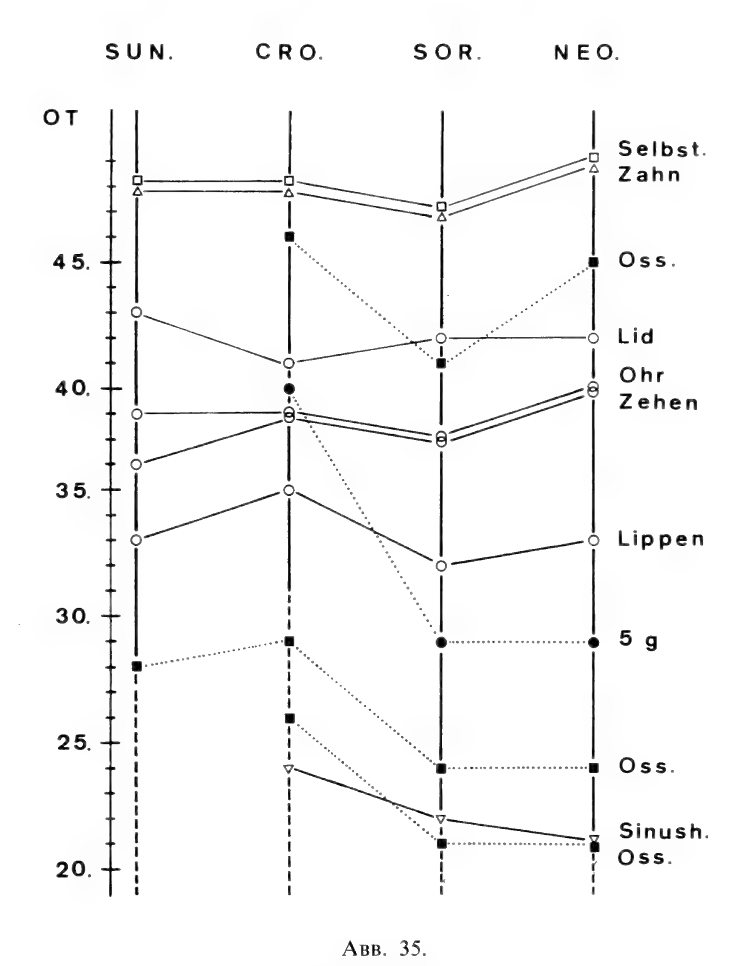


ABB. 35.

Vergleichspunkte der Entwicklung von *Suncus*, *Crocidura*, *Sorex* und *Neomys*.
——— synchron, ... heterochron

Das plastische Verhalten der Skelettentwicklung gegenüber den von der Evolution wenig beeinflussten transitorischen Verschlüssen kommt auch bei *Neomys* deutlich zum Ausdruck. Nach einer Ossifikationsgeschwindigkeit die zunächst bis zum Geburtsmoment mit der Waldspitzmaus übereinstimmt, verlangsamt sich das Entwicklungstempo postnatal sogar unter dasjenige der Hausspitzmaus, so dass bis zum Zeitpunkt der Selbständigkeit die anfängliche Differenz sich gegenüber dieser Art stark verringert hat. Der ursprüngliche Zeitpunkt der

Lidöffnung wird dagegen beibehalten. Da bei *Neomys* keine Verlängerung der intrauterinen Entwicklungsphase stattgefunden hat, muss diese Entwicklungsverzögerung im Skelett eine andere Ursache haben. Wahrscheinlich ist die gesteigerte Körpergrösse dafür verantwortlich. Der Vergleich der Wachstumskurven von *Sorex* und *Neomys* weist auf einen solchen Zusammenhang hin.

b) *Vergleich mit anderen Eutherien*

Nun muss überprüft werden, ob die mit der Evolution der Geburtssituation verbundenen Begleiterscheinungen auch in andern Eutheriengruppen beobachtet werden können, stellt sich doch die Frage, ob die gefundenen Beziehungen als Regel oder als Spezialfall gewertet werden müssen. Die für die untersuchten Soriciden geltende Beziehung soll deshalb nochmals kurz zusammengefasst werden: **Der Schritt vom primitiven Nesthocker zum evoluierten Nesthocker wird erreicht, indem der Geburtsmoment durch eine Tragzeitverlängerung auf einen späteren Zeitpunkt verlegt wird. Gleichzeitig wird die Wachstums- und Ossifikationsgeschwindigkeit retardiert. Andere Entwicklungsprozesse, wie z.B. die Lidöffnung, verhalten sich relativ selbständig und behalten ihre ursprüngliche Entwicklungsgeschwindigkeit unabhängig bei.**

Dieser Befund steht jedoch den Ergebnissen von Müller (1969) diametral entgegen. Diese Autorin bewies, dass bei fortschreitender Evolution die Ossifikation sich statisch verhält, der Zeitpunkt der Lidöffnung jedoch dynamisch wechselt. Ihre Untersuchungen basieren zwar auf Beobachtungen bezüglich des Schrittes vom evoluierten Nesthocker zum Nestflüchter, doch ist kaum anzunehmen, dass innerhalb der Eutherien derart prinzipielle Unterschiede auftreten. Es sollen deshalb ihre Hypothesen beleuchtet und ihre Beweisführung überprüft werden.

Die Fakten, die der Beurteilung zu Grunde liegen, sind für die Soriciden wie für die übrigen Eutherien dieselben: Die Lidöffnung findet bezüglich der Ossifikationsreife zu ganz verschiedenen Zeiten statt, in der Regel mit fortschreitender Ranghöhe immer früher. Der Lidöffnung kommt insofern grösste Bedeutung zu, als sie nach Ansicht von Müller zeitlich mit einem ganz bestimmten Differenzierungsgrad des Gehirnes korreliert ist. Diese Übereinstimmung erklärt sich durch die Tatsache, dass einerseits das Auge als Gehirnteil von der Entwicklungsgeschwindigkeit des ganzen Gehirnes abhängig ist, andererseits die Lidöffnung wahrscheinlich direkt mit dem Erlangen der Funktionstüchtigkeit des Auges zusammenfällt. Der Ossifikationsprozess ist für eine Beurteilung der Entwicklung ebenfalls sehr wichtig, weil er nach Müller (1968*b*) die Gesamtentwicklung repräsentiert, bezw. etwas später vorsichtiger als „repräsentativ für den Gestaltzustand" bezeichnet wird (Müller, 1969). Damit erscheint seine Verwendung als Massstab berechtigt, um Abweichungen der stark dem evolutiven Prozess unterworfenen Hirnentwicklung zu erfassen. Falls diese Beziehungen wirklich gelten, bedeutet dies, dass im Entwicklungsgeschehen die Ossifikation

sich statisch, die Lidöffnung sich jedoch dynamisch verhält. Unter dieser Voraussetzung ergibt sich eine bedeutende Interpretationsmöglichkeit zur Cerebralisation der Eutherien: Die Tatsache, dass mit fortschreitender Evolution die Lidöffnung bezüglich der Ossifikation immer früher erfolgt, beweist eine mit zunehmender Ranghöhe progressiv beschleunigte Hirnentwicklung. Dieser Vorgang wird von MÜLLER (1969) als „initialer Cerebralisationsschub" bezeichnet; der Schub ist um so grösser, je früher sich die Augen öffnen.

Die Befunde an den Soriciden müssen jedoch umgekehrt gedeutet werden: Während der Zeitpunkt der Lidöffnung konservativ beibehalten wird, werden die Wachstums- und Ossifikationsvorgänge gedehnt. Ein initialer Cerebralisationsschub im Sinne MÜLLERS ist jedoch bei synchroner Lidöffnung undenkbar. Es ist deshalb notwendig, das Beispiel, das MÜLLER (1969) zur Beweisführung ihrer Hypothese benutzte, zu überprüfen und unter Umständen neu zu interpretieren.

Zur Stützung ihrer Hypothesen beruft sich diese Autorin auf das Vergleichspaar *Lepus europaeus* (Feldhase) und *Oryctolagus cuniculus* (Kaninchen), da sich diese nahe verwandten Arten für eine solche Prüfung besonders eignen. Ihre Neonaten geben uns nach MÜLLER erste Hinweise auf eine von der Gesamtentwicklung relativ unabhängige Hirnentwicklung, da sie „bei übereinstimmender Gestaltsituation ganz verschiedene Vermehrungsfaktoren aufweisen": Beim blindgeborenen Kaninchen beträgt der Vermehrungsfaktor des Hirnes im Geburtsmoment 7,6, beim Hasen dagegen nur 2,97. Bevor hier auf die Vermehrungsfaktoren eingegangen werden kann, scheint mir eine Präzisierung der „übereinstimmenden Gestaltsituation" notwendig: MÜLLER meint damit die im Geburtsmoment bei beiden Arten nahezu übereinstimmende Skelettreife, auf die erstmals PETRI (1935) aufmerksam gemacht hat. Die Problematik einer Gleichsetzung von Gestaltzustand und Ossifikation zeigt sich hier besonders eindrücklich, ist doch die Erscheinung der beiden Neonaten trotz gleicher Ossifikationsreife extrem verschieden. Das Kaninchen ist als Nesthocker bei der Geburt völlig hilflos und kaum behaart, der Hase dagegen als typischer Nestflüchter mit richtigem Pelz bereits ein verkleinertes Abbild der Adultform.

Die Beziehung von Hirn- und Augentwicklung wurde bereits erläutert; sie zeigt sich ebenfalls sehr deutlich bei unserem Vergleichspaar. Beim Kaninchen, das im Geburtsmoment nur wenig cerebralisiert ist, öffnen sich die Augen erst am 10. Postembryonaltag, beim Hasen dagegen sind die Augen im Geburtsmoment bereits offen. Kleiner Vermehrungsfaktor und frühes Augenöffnen bei gleichem Ossifikationsgrad stehen als Zeichen einer beschleunigten Hirnetwicklung beim evoluierteren Hasen. „Mit der Berücksichtigung des Umstandes, dass die Tragzeiten von *Oryctolagus* und *Lepus americanus* übereinstimmt" (MÜLLER, 1969), scheinen diese Schlüsse richtig. Diese entscheidende Voraussetzung ist jedoch nicht gegeben. Da sich MÜLLER bezüglich der Tragzeiten auf ASDELL

(1964) beruft, sind in Tabelle 8 sowohl diese als auch die Tragzeitdaten anderer Autoren zusammengestellt.

TABELLE 8

Tragzeiten der Lagomorpha

Gattung, Art	Tragzeit	Geburtszustand	Autor
	Tage		
Ochotona princeps	31	blind, hilflos,	ASDELL, 1964
Ochotona	30	fast nackt	WALKER, 1968
Sylvilagus audubonii	28-30		ASDELL, 1964
Sylvilagus floridanus	26-30		ASDELL, 1964
Sylvilagus cunicularis	28-30		ASDELL, 1964
Sylvilagus	26-30		WALKER, 1968
Oryctolagus cuniculus	30-32		ASDELL, 1964
Oryctolagus	28-33		WALKER, 1968
Oryctolagus	28-31		VAN DEN BRINK, 1956
Lepus europaeus	42	sehend, stark	ASDELL, 1964
Lepus europaeus	42	behaart	BIEGER, 1941
Lepus europaeus	42		HEDIGER, 1948
Lepus europaeus	43-44		NOTINI, 1941
Lepus europaeus	35*		STRAUSS, 1958
Lepus americanus	36-42		WALKER, 1968
Lepus americanus	38		ASDELL, 1964
Lepus californicus	41-47**		ASDELL, 1964
Lepus timidus	42		ASDELL, 1964
Lepus timidus	43-44		NOTINI, 1941

* Die minimale Tragzeit für den Feldhasen von 35 Tagen wurde nur einmal festgestellt. Nach anderer Berechnungsmethode ergibt sich für diesen speziellen Fall eine Tragzeit von 36 Tagen. ** Durchschnitt: 43 Tage.

Hier zeigt sich eindeutig, dass die Tragzeit der nesthockenden Lagomorpha ca. 30, jene der Nestflüchterformen ca. 40 Tage beträgt. Diese Zeitdifferenz, die von MÜLLER nicht berücksichtigt worden ist, stimmt jedoch genau mit dem Betrag überein, um den sich die Augen der Nesthocker später öffnen. Für die Ontogenese der *Lagomorpha* gilt deshalb eindeutig die gleiche Beziehung wie für die Soriciden: die Lidöffnung erfolgt synchron, die Ossifikation der Form mit verlängerter intrauteriner Phase ist retardiert.

Die Differenz der Hirnvermehrungsfaktoren bei der Geburt erklärt sich nun ganz einfach: Das neonate Kaninchen ist ja noch 10 Tage jünger als der neugeborene Hase, deshalb ist auch das Gehirn weniger weit entwickelt. Zur Überprüfung der Situation wurde das Gehirn eines Kaninchens im Zeitpunkt des Augenöffnens gewogen. Sein Vermehrungsfaktor beträgt für dieses Stadium 2,46 und steht somit demjenigen des gleichaltrigen Hasen (2,97) sehr nahe. Die

Hirnentwicklung erfolgt bis zu diesem Termin im Gegensatz zur Ossifikation bei beiden Arten übereinstimmend. Daraus folgt, dass dem Hasen ein initialer Cerebralisationsschub abgesprochen werden muss. Abbildung 36 zeigt zusammenfassend die wirklichen zeitlichen Korrelationen der Leporidenentwicklung.

Der Vergleich von Hase und Kaninchen zeigt nicht nur eine Retardation der Ossifikation, die noch extremer als bei den Soriciden verwirklicht ist, sondern ebenfalls eine Verzögerung im Körperwachstum. Das Kaninchen wiegt bei der Geburt 60 g (WALKER, 1968), was 3,4% des mittleren Adultgewichtes entspricht, der Hase wiegt 135 g (HEDIGER, 1948) oder 4,5% des Adultgewichtes (Adultgewicht nach GAFFREY, 1961). Der Vorsprung des Hasen ist demnach sehr gering, obwohl er für den Aufbau 10 Tage mehr Zeit zur Verfügung hat.

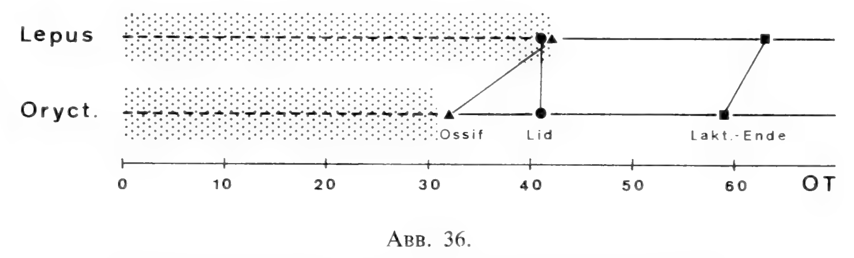


ABB. 36.

Vergleichspunkte der Entwicklung von *Lepus* und *Oryctolagus*: synchrone Lidöffnung, heterochrone Ossifikation.

c) *Die Korrelation von Ontogenesemodus und Cerebralisation bei den Soriciden*

Aus der Arbeit von MÜLLER (1969) geht klar hervor, dass bei ranghohen Säugern die Öffnung des Lidverschlusses bezüglich der Ossifikation zu einem frühen Zeitpunkt erfolgt. Als Ursache dafür wurde von der Autorin ein „Initialer Cerebralisationsschub" verantwortlich gemacht. Dieser hielt allerdings einer genauen Prüfung nicht stand; die Soriciden- und Leporidenentwicklung hat ja deutlich gezeigt, dass nicht eine Beschleunigung der Hirnentwicklung vorliegt, sondern eine Verzögerung im Wachstum des Skelettes. Diese neue Interpretation ändert natürlich nichts an der Tatsache, dass neben der zunehmenden Wachstumsverschiebung ein Cerebralisationsanstieg zu verzeichnen ist. Unter den extremsten Formen finden sich die hochcerebralisierten Wale und Elefanten, die im Zeitpunkt der Lidöffnung noch keine Carpus- und Tarsusossifikation aufweisen. Auf der andern Seite stehen die Vertreter der Gattung *Sorex*, die durch die niedrigsten Totalindices unter den Eutherien gekennzeichnet sind (MANGOLD-WIRZ, 1966). Bei *Sorex araneus* haben wir gesehen, dass ein bis zwei Tage nach der Lidöffnung sämtliche Epiphysenfugen der Hand abgebaut sind (inkl. der Epiphysen von Radius und Ulna!). Eine Deutung dieser Beziehung von Ontogenesemodus und Cerebralisationsgrad ist sehr wohl möglich: Durch die Verlangsamung des

Körperwachstums gewinnt das Zentralnervensystem unter Beibehaltung der alten Entwicklungsgeschwindigkeit Zeit für eine zusätzliche Entfaltung, die im gesteigerten Totalindex zum Ausdruck kommt. Wichtig in diesem Zusammenhang ist die Tatsache, dass die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit mit der Evolution der Geburtssituation zusammenhängt, die nach PORTMANN (1938) eine erste Voraussetzung für die gesteigerte Cerebralisation darstellt. Eine Abklärung der Zusammenhänge ist auf breitester Basis notwendig. In der vorliegenden Arbeit kann jedoch lediglich für die untersuchten Soriciden überprüft werden, ob auch hier mit der Änderung der Entwicklungsgeschwindigkeit eine Steigerung des Cerebralisationsgrades einhergeht.

Als Vergleichswerte zur Darstellung der Cerebralisationshöhe eignen sich die Totalhirnindices (TI) nach WIRZ (1950) besonders gut. Aus der Zusammenstellung von MANGOLD-WIRZ (1966) können folgende Werte entnommen werden:

TABELLE 9

Totalindices der Soriciden

Art	TI	Körpergewicht
Sorex minutus	1,86	4,6
Sorex araneus	2,27	10,3
Crocidura russula	2,34	11,1
Neomys fodiens	2,44	16,5
Blarina brevicauda	3,29	17,4
Crocidura occidentalis	2,95	32

Die Reihenfolge wurde von mir nach zunehmendem Körpergewicht festgelegt. Sie entspricht gleichzeitig der Reihenfolge der zunehmenden TI, mit Ausnahme des TI von *Crocidura occidentalis*. Eine Korrelation zur unterschiedlichen Geburtssituation oder zur systematischen Verwandtschaft ist nicht erkennbar. Für die höhere Cerebralisation scheint demnach die zunehmende Körpergrösse die entscheidende Rolle zu spielen. Dies erklärt auch die geringen Unterschiede zwischen *Sorex araneus* und *Crocidura russula*.

Von STEPHAN (1967) ist ferner für die Insektivoren eine Abhängigkeit der Cerebralisationshöhe von der Spezialisation nachgewiesen worden. Durch die Berechnung verschiedener Hirnindices kommt dieser Autor zu einer Wertung, die *Crocidura russula* durchschnittlich sogar etwas unter *Sorex araneus* einordnet. *Neomys* dagegen wird auf Grund dieser Indices weit über *Sorex* gestellt und fällt daher nicht mehr unter den Begriff der „Basalen Insektivoren". Für diese Sonderstellung muss die semiaquatile Lebensweise verantwortlich gemacht werden. Gesteigerte Körpergrösse und Spezialisation müssen deshalb als die dominanten

Faktoren angesehen werden, die bei den Soriciden eine Steigerung der Cerebralisation hervorrufen. Die Verbesserung des Geburtszustandes unter gleichzeitiger Retardation der Wachstumsgeschwindigkeit ist bei *Crocidura russula*, soweit es dem vorliegenden Zahlenmaterial entnommen werden kann, noch mit keiner gesteigerten Cerebralisation verbunden.

d) *Die Tragzeit der Soriciden bezüglich der „archaischen Norm"*

Eines der ursprünglichen Ziele dieser Arbeit war, die Hypothese der „archaischen Norm" von R. MARTIN (1962) und PORTMANN (1965) an den Soriciden zu überprüfen. Es geht dabei um die Frage nach der für Eutherien ursprünglichen Entwicklungsgeschwindigkeit, die zum evoluierten Nesthockerzustand führt. Erst ihre Kenntnis ermöglicht eine evolutive Beurteilung der vielfältigen Tragzeitlängen, die ohne Steigerung der Cerebralisation oder Veränderung der Geburtssituation nebeneinander beobachtet werden können. MARTIN ging für die Beurteilung von den Verhältnissen aus, die sich aus dem Vergleich von Wanderratte und Meerschweinchen ergeben. Dabei zeigt sich, dass die Entwicklung von *Cavia* gegenüber *Rattus* genau um den Faktor 2 gedehnt ist. Ein Vergleich mit andern Nagern führt die mögliche Vielfalt vor Augen: für dieselbe Leistung (Entwicklung bis zum Nesthockerstadium) werden je nach Art 16—44 Tage benötigt! Da u.a. primitive Gattungen wie Citellus eine Tragzeit von ca. 30 Tagen aufweisen, schien die Möglichkeit gegeben, dass diese mittlere Länge eine ursprüngliche Form repräsentiert, um so mehr als ähnliche Tragzeiten auch unter den Insektivoren realisiert sind, wobei MARTIN auf die Gattung *Crocidura* hinweist. Die Tragzeit der meisten Muriden, die ca. 20 Tage beträgt, muss in diesem Bezugsstystem als sekundär gestaucht bezeichnet werden. Im Gegensatz dazu muss die Entwicklungsgeschwindigkeit des Meerschweinchens, die erst nach 39 Tagen zu einem vergleichbaren Stadium führt, als sekundär verlangsamt gedeutet werden. PORTMANN (1965) hat die Liste der Beispiele von MARTIN um einige Arten, hauptsächlich aus der Ordnung der Insektivoren, ergänzt. Dabei schien natürlich die Tragzeit von *Sorex* mit 20 Tagen der Muridennorm zu entsprechen und man konnte an die Möglichkeit denken, dass hier ebenfalls eine sekundäre Beschleunigung der Entwicklungsgeschwindigkeit stattgefunden habe.

Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen diese Möglichkeit nicht. Trotz ähnlicher Länge dürfen die Tragzeiten von *Mus* und *Rattus* nicht mit jenen von *Sorex* und *Neomys* verglichen werden, da die Geburtszustände stark divergieren! Die Entwicklungsgeschwindigkeit ist folglich eine ganz andere. Trotzdem scheinen die vorliegenden Resultate die Hypothese von MARTIN zu stützen, zeigen sie doch, dass der unter den rezenten Eutherien zweifellos ursprünglichste Entwicklungsmodus zwangsläufig zu der von PORTMANN als „archaische Norm" bezeichnete Tragzeit von 30 Tagen führt.

Müller (1969) bezieht zu diesem Problem eine ganz andere Position. Diese Autorin postuliert für die Eutherienvorfahren Tragzeiten von 12—17 Tagen als notwendige Ausgangssituation; alle andern Formen wären demnach sekundär verlängert. Wenn mit der Verlängerung nicht gleichzeitig eine höhere Cerebralisation einhergeht, wird von Dehnungsformen gesprochen, die Möglichkeit einer Stauchung wird dagegen nicht akzeptiert. Diese Interpretation besticht durch ihre Klarheit. Die Verhältnisse bei den Soriciden ergeben leider keine Anhaltspunkte, die eine Stellungsnahme zu dieser interessanten Hypothese ermöglichen.

III. DER GEBURTSZUSTAND DER SORICIDEN: ONTOGENETISCHE WERTUNG, SYSTEMATISCHE UND PHYLOGENETISCHE KONSEQUENZEN

1. Die Kopfossifikation im Geburtsmoment

Das Verhalten der Tiere, ferner die äusseren Strukturen, wie z.B. der Entwicklungsgrad der Vibrissen sowie die Ossifikation der Extremitäten im Geburtsmoment, haben gezeigt, dass die Wald- und die Wasserspitzmaus entsprechend der kürzeren Tragzeit in einem weniger reifen Zustand zur Welt kommen als die Hausspitzmaus. Eine präzisere Charakterisierung des Geburtszustandes, die eine detailliertere Vergleichsmöglichkeit mit den Verhältnissen anderer Säuger bietet, soll deshalb durch die Darstellung des Ossifikationsgrades am Kopfskelett versucht werden. Da gerade um die Geburtszeit wichtigste Entwicklungsschritte im Chondrocranium ablaufen, vermag dieser Vergleich differenziertere Auskunft über die Geburtssituation zu geben.

Die wichtigsten Ossifikationsvorgänge am Schädel der Soriciden sind bereits ausführlich beschrieben worden. Über *Sorex araneus* liegen Arbeiten von Parker (1885) und de Beer (1929), über *Suncus orangiae* eine ausführliche Darstellung von Roux (1947) vor. Allen Arbeiten lag jedoch undatiertes Material zu Grunde, und immer fehlte auch ein neonater Vertreter. Darum scheint es mir sinnvoll, im Augenblick nur auf dieses fehlende Stadium genauer einzugehen. Als Material lagen mehrere Geburtsstadien der hier behandelten Spitzmäuse vor, ferner auch neugeborene Etruskerspitzmäuse (*Suncus etruscus*). Zur Kontrolle wurden die Geburtszustände von Labormäusen und Ratten mit denselben Methoden überprüft. Sämtliche Arten wurden sowohl nach der Alizarinrotmethode gefärbt und aufgehellt, als auch zur histologischen Überprüfung geschnitten und gefärbt. Die angewendete Technik wurde bereits ausführlich beschrieben.

Sorex araneus:

Im Cranium der neugeborenen Waldspitzmaus sind bereits alle Zentren der desmalen Schädelnkochen ausgebildet mit Ausnahme des Ossiculum accessorium mallei, das, wenn überhaupt vorhanden, ontogenetisch sehr spät auftritt. Die Abbildung 41 der Schädelbasis lässt erkennen, dass die einzelnen Knochenelemente bereits ihre typische Form aufweisen, wenngleich ihre Ausgestaltung noch sehr unvollkommen ist. Das bei Soriciden reduzierte *Jugale* wird im Aufhellungspräparat nur mit Mühe gefunden. Es liegt als unabhängiges Knochenstäbchen lateral vom Processus coronoideus und weist keine Verbindung zum Squamosum oder Maxillare auf. Seine minimale Grösse ist ein Zeichen starker Reduktion; bis zum 5. PT nimmt sein Umfang noch etwas zu, doch bis zum 10. PT ist es vollständig reduziert und auch histologisch nicht mehr nachweisbar. Seine Ansicht, dass das fehlende Jugale bei Insektivoren wohl als Rudiment mit dem Processus zygomaticus verschmilzt, begründet M. WEBER (1928) mit einer Beobachtung von PETERS. Dieser hatte bei *Sorex sacralis* festgestellt, dass das Jugale dem Processus zygomaticus aufsitzt. Die Befunde an *Sorex araneus* zeigen, dass eine solche Verallgemeinerung keinesfalls gerechtfertigt ist.

Die Ausgestaltung des Maxillare, Praemaxillare und Palatinums ist schon recht fortgeschritten. Das Squamosum dagegen ist noch sehr schmal, und der Ort der zukünftigen oberen Gelenkfläche wird erst durch eine feine Knochenüberdachung angedeutet. Der Knochenfortsatz, der die Facies glenoidalis inferior trägt, fehlt diesem Stadium noch gänzlich. Dies ist nich verwunderlich, denn auch der Processus condyloideus ist unspezialisiert und die Gelenkflächen sind noch nicht abgegrenzt. Der Raum zwischen dem Gelenkfortsatz und dem Squamosum ist von Bindegewebe ausgefüllt, in dem der Discus articularis als etwas kompaktere Zellschicht zu erkennen ist (Abb. 40). Eine Gelenkspalte ist zu diesem Zeitpunkt noch nicht ausgebildet! Das Pterygoid ist durch sein grosses sekundäres Knorpelzentrum gekennzeichnet. Lateral ist es nahtlos dem Alisphenoid angeheftet. Der Vomer ist auf ähnliche Weise mit der Lamina transversalis posterior und dem hinteren Paraseptalknorpel verbunden.

Im Gegensatz zur desmalen Ossifikation ist die Ersatzossifikation noch sehr weit zurück, oft erst in Vorbereitung. Zu den 6 Zentren, die DE BEER (1929) an seinem ältesten Embryo (11 mm SSL) gefunden hat, sind keine neuen hinzugetreten. Es handelt sich dabei um das unpaare Basioccipitale, die paarigen Exoccipitalia und das Supraoccipitale, ferner ein noch sehr kleines Basisphenoid und das Os hyoideum. Letzteres wurde von DE BEER als dasjenige Element bezeichnet, in dem der Ossifikationsprozess am weitesten fortgeschritten ist. Dies kann am neonaten Stadium nicht überprüft werden, da alle aufgeführten Zentren zwar perichondrale Ossifikation aufweisen, die enchondrale Ossifikation aber noch nirgends eingesetzt hat. Die Verhältnisse bei *Neomys* deuten jedoch an, dass das

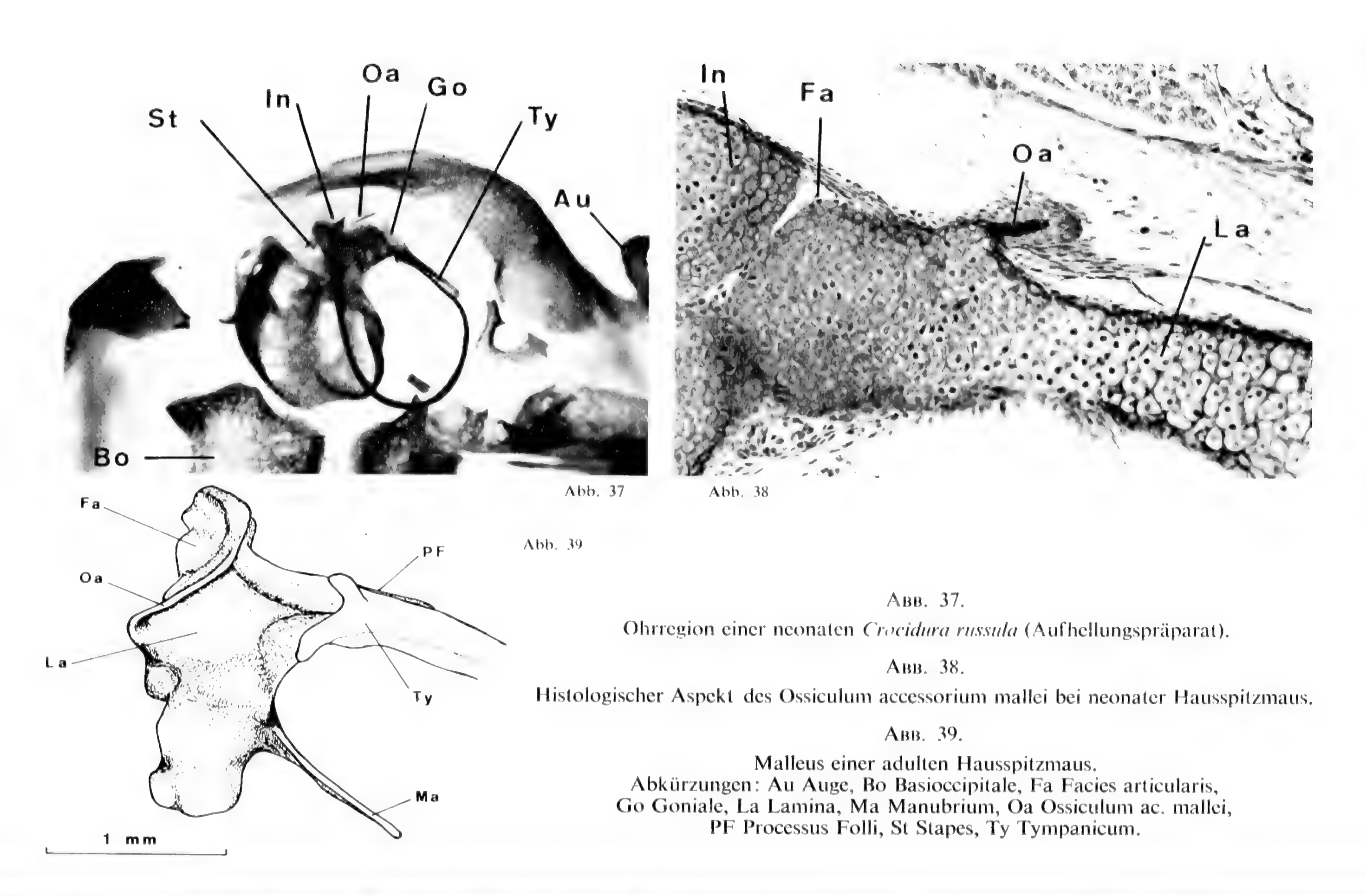


ABB. 37.

Ohrregion einer neonaten *Crocidura russula* (Aufhellungspräparat).

ABB. 38.

Histologischer Aspekt des Ossiculum accessorium mallei bei neonater Hausspitzmaus.

ABB. 39.

Malleus einer adulten Hausspitzmaus.
Abkürzungen: Au Auge, Bo Basioccipitale, Fa Facies articularis, Go Goniale, La Lamina, Ma Manubrium, Oa Ossiculum ac. mallei, PF Processus Folli, St Stapes, Ty Tympanicum.

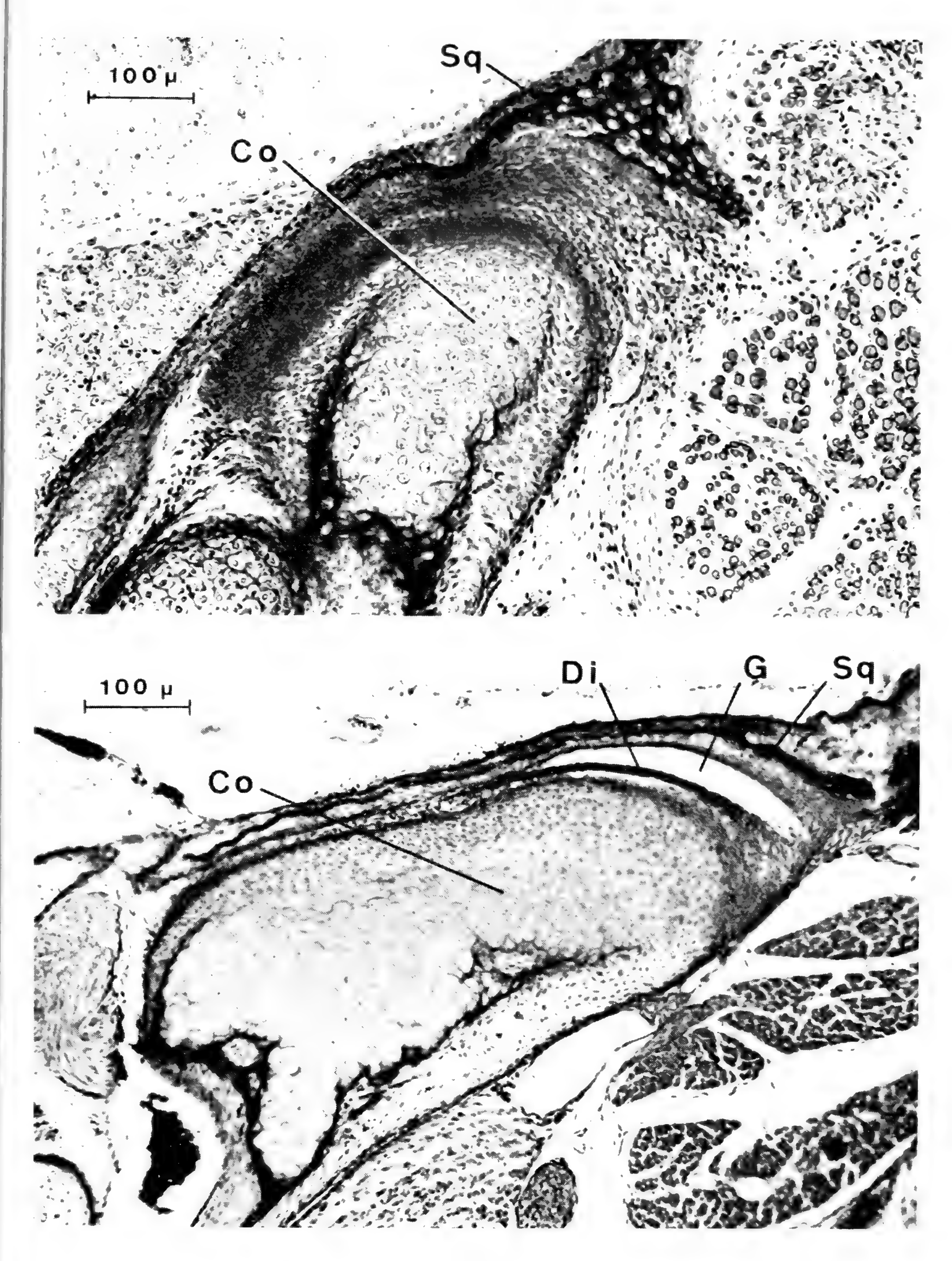
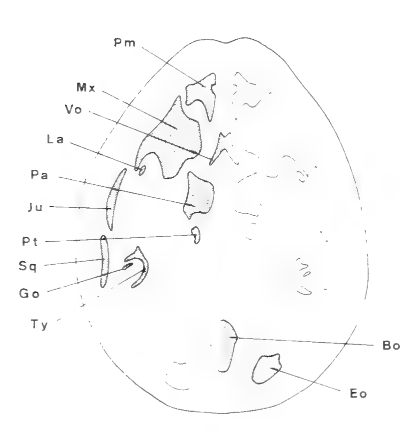
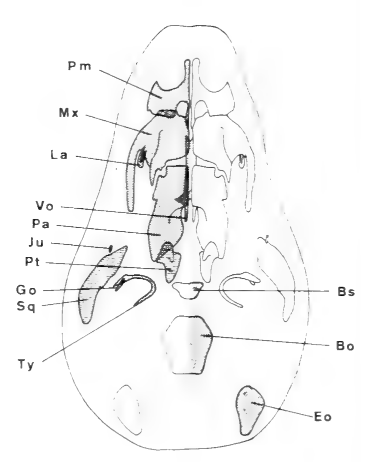
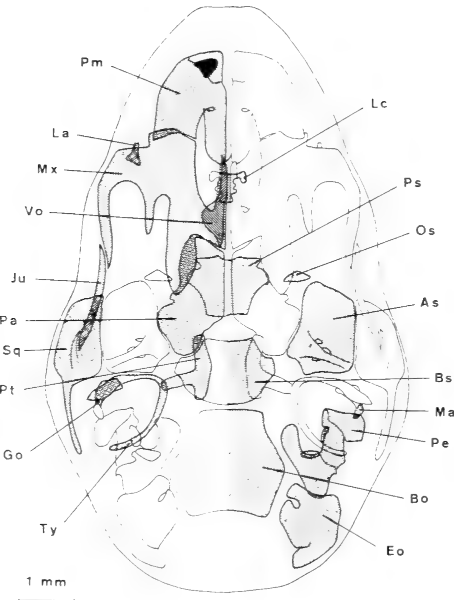


Abb. 40.

Ausbildung des sekundären Kiefergelenkes bei der Geburt.
Oben *Sorex araneus*, unten *Crocidura russula*.
Co Condylus, Di Discus articularis, G Gelenkspalte, Sq Squamosum.







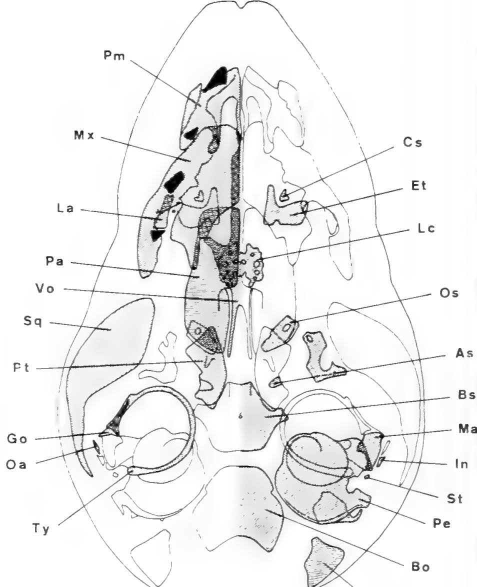


ABB. 41.

Ossifikation der Schädelbasis am 1. PT (*Didelphis* am 3. PT). Auf der linken Seite sind die Deckknochen, auf der rechten Seite sind die Ersatzknochen verdeutlicht. Verkalkte Zähne sind schwarz dargestellt.

Abkürzungen: As Alisphenoid, Bo Basioccipitale, Bs Basisphenoid, Cs crista semicircularis, Eo Exoccipitale, Et Ethmoturbinale, Go Goniale, In Incus, Ju Jugale, La Lacrimale, Lc Lamina cribosa, Ma Malleus, Mx Maxillare, Oa Ossiculum acc. mallei, Os Orbitosphenoid, Pa Palatinum, Pe Petrosum, Pm Praemaxillare, Ps Praesphenoid, Pt Pterygoid, Sq Squamosum, St Stapes, Ty Tympanicum, Vo Vomer.

Basioccipitale gegenüber dem Hyoid einen kleinen Vorsprung aufweist. Trotzdem erscheint die Hyoidossifikation gegenüber den Verhältnissen bei Vertretern anderer Säugerordnungen stark beschleunigt.

Neomys fodiens :

Der Ossifikationszustand im Geburtsmoment stimmt so stark mit demjenigen von *Sorex* überein, dass sich eine Wiederholung der Fakten erübrigt. Nur in zwei Merkmalen zeigt es sich, dass *Neomys* in diesem Alter einen ganz geringen Entwicklungsvorsprung aufweist: Im Basioccipitale ist am vorderen medialen Rand eine erste enchondrale Ossifikationszone festzustellen. Es ist dies die erste derartige Verknöcherung am Schädel. Ferner ist im Aufhellungspräparat seitlich vom Basisphenoid je ein winziges Zentrum sehr schwach angefärbt: die beginnende Verkalkung im Alisphenoid. Allerdings ist diese Zone im histologischen Präparat noch nicht nachzuweisen. Das Squamosum-Dentalegelenk ist im gleichen unreifen Zustand wie bei *Sorex*, die Gelenkspalte ist noch nicht entwickelt.

Crocidura russula :

Die desmalen Knochenelemente der Hausspitzmaus sind im Geburtsmoment vollzählig vorhanden. Die Knochenplatten der Schädeldecke sind ausgedehnt, die Strukturen von Praemaxillare und Maxillare bereits stark ausdifferenziert. Im Oberkiefer werden durch Alinzarinrot die Spitzen der Zähne I 1, I 2, P 4 und M 1 bereits angefärbt. Die beiden Maxillare sind median noch deutlich voneinander getrennt. Am mediocaudalen Ende weisen sie ein kleines Zentrum mit Sekundärknorpel auf, das sich am 28. OT bildet und am 3. PT bereits durch echten Knochen ersetzt ist. Das paarige Palatinum ist, im Gegensatz zum Maxillare, median verwachsen. Da die Verwachsungslinie jedoch auf der ganzen Länge etwas Sekundärknorpel enthält, erscheint die Naht im Durchsichtspräparat noch als getrennt. Der Vomer geht seitlich kontinuierlich in die Lamina transversalis posterior und die Cartilago paraseptalis posterior über. Diese Knorpelelemente sind zum grossen Teil perichondral verknöchert. Die enchondrale Ossifikation findet entlang der Naht statt, der Knorpel wird hier deutlich vom Vomer her abgebaut. Eine ähnliche Situation besteht beim Pterygoid, das lateral direkt ins Alisphenoid übergeht. Die Verbindung ist zu diesem Zeitpunkt bereits derart intensiv, dass im Durchsichtspräparat die ursprüngliche Grenze nicht mehr festgestellt werden kann. Der Sekundärknorpel des Pterygoids ist bereits vollständig abgebaut.

Das Tympanicum ist in diesem Stadium durch das Fehlen des verbreiterten Abschlusses des inneren Schenkels gekennzeichnet, der am adulten Schädel den Hammerkörper ganz überdeckt und mit dem äusseren Schenkel in Kontakt tritt. Das Goniale geht direkt in die verkalkte Lamina des Hammers über. Im Aufhellungspräparat ist in der Mittelohrregion ein weiteres desmales Ossifikations-

zentrum sichtbar, das als längliche Nadel parallel zum Zentrum der Lamina des Hammers liegt. Bereits am 3. PT ist es mit der Verkalkungszone des Malleus so verbunden, dass es im Durchsichtspräparat nicht mehr als selbständiges Knochenelement nachzuweisen ist. Histologisch scheint dieses Element als feine, dem Hammerknorpel aufsitzende Knochenleiste (Abb. 37, 38, 39). Am ausgewachsenen Hammer ist sie noch deutlich sichtbar; sie bildet hier eine feine Knochenkante, welche an der Aussenseite des Hammers entlang dem Hammerkopf verläuft und von HENSON (1961) als „Capitular crest" bezeichnet worden ist. Ich halte dieses Element, das bisher an Soriciden nicht beachtet worden ist, als das von VAN KAMPEN (1905) beschriebene Ossiculum accessorium malleoli. Dieses Knöchelchen wurde hauptsächlich bei *Carnivora*, *Ungulata*, *Xenarthra* und *Rodentia* nachgewiesen. Es liegt entweder frei oder tritt mit angrenzenden Elementen wie Alisphenoid, Petrosum oder Squamosum in Verbindung. Oft wird es auch als Apophyse des Processus Folii gefunden. Meine Annahme wird durch den Befund von VAN ARSDEL und HILLEMANN (1951) gestützt, die beim Goldhamster dieses Element erst am 2. PT beobachten konnten. Das für ein desmales Element späte Auftreten bei *Mesocricetus* wie auch bei *Crocidura* macht es wahrscheinlich, dass es sich um eine homologe Bildung handelt. Da am Hammer der Fledermäuse eine ähnliche Crista festzustellen ist (HENSON, 1961), besteht die Möglichkeit, dass dort in analoger Weise ein Ossiculum accessorium mallei im Hammerkomplex aufgenommen worden ist.

Nur indirekt mit der desmalen Schädelossifikation im Zusammenhang, jedoch für die Beurteilung der Geburtssituation von grosser Bedeutung ist der Ausbildungsgrad des Squamosum-Dentalegelenkes. Der obere Gelenkfortsatz am Squamosum ist erst sehr schwach ausgeprägt, der untere überhaupt noch nicht vorhanden. Die Gelenkfläche am Dentale ist noch einheitlich; die Trennung erfolgt erst später. Der Discus articularis ist als starke bindegewebsfaserige Schicht vorhanden und begrenzt die obere, bereits freie Gelenkspalte (Abb. 40). Die untere Gelenkspalte dagegen ist zum grössten Teil mit lockerem Bindegewebe ausgefüllt und reich an Kapillaren.

Die Ersatzossifikation des Schädels hat folgenden Ausbildungsgrad erreicht: In allen Zentren der Occipitalia hat die enchondrale Verknöcherung begonnen, ebenso im Basisphenoid. In dessen Zentrum befindet sich ein kleines Foramen, durch das weder Gefässe noch Nerven durchtreten. Eine entsprechende Bildung wurde auch von ROUX (1947) an *Suncus orangiae* beobachtet. Der seitliche Processus alaris ist bereits recht ausladend. Im vorderen Winkel, der durch diesen Fortsatz und den zentralen Stamm gebildet wird, spannt sich eine desmal entwickelte Lamina aus, die vom Basisphenoid her auswächst. In der Ala temporalis sind zwei Ossifikationszentren festzustellen. Das eine, ausgehend vom medialen Rand des Foramen ovale, erstreckt sich gegen den Processus anterolateralis. Die laterale Wand des Foramen ovale ist noch nicht verkalkt. Das zweite Zentrum

liegt im Processus pterygoideus und besteht aus deutlich verkalktem Knorpel. Dieses Zentrum geht nach rostral, medial und caudal in desmalen Knochen über, der kontinuierlich mit dem Pterygoid verbunden ist und zu einem gewissen Teil bereits diesem zugesprochen werden muss. Das ganze Gebilde erweckt den Eindruck, als ob zumindest der caudale Teil, der hinter dem verkalkten Zentrum liegt, vom Alisphenoid her ausgewachsen ist.

Die Ala orbitalis erscheint im histologischen Präparat schon sehr stark blasenknorpelig und erweckt den Eindruck, dass die Verkalkungszonen bereits an der Schädelbasis zusammentreffen. Die Alizarinrotpräparate beweisen jedoch, dass der Verkalkungsprozess erst in den lateralen Teilen um das Foramen opticum begonnen hat. Enchondrale Verknöcherung fehlt dem Orbitosphenoid noch gänzlich. Vom Ethmoid ist nur die Lamina cribrosa zum Teil verkalkt, zum Teil perichondral verknöchert: nirgends jedoch sind enchondrale Verknöcherungsprozesse nachzuweisen. In der Nasenkapsel sind bei der neugeborenen Hausspitzmaus das primäre Ethmoturbinale und die Crista semicircularis verknöchert: in beiden hat bereits die enchondrale Ossifikation eingesetzt.

In der Ohrkapsel erstreckt sich ein ausgedehntes Zentrum, das vor allem die Ventralseite der Cochlea umfasst. Ein zweites Zentrum umschliesst das Foramen facialis; es wurde von VAN ARSDEL und HILLEMANN (1951) beim Hamster als „anterior cochleocanalicular center" beschrieben. Im Verlaufe der nächsten Entwicklungstage treten dann hauptsächlich im Gebiet der Bogengänge neue Zentren auf, die dem Neugeborenen noch fehlen. Sämtliche Gehörknöchelchen weisen erste Ossifikationszentren auf. Die Lamina des Hammers ist zum Teil verkalkt, am Übergang zum Goniale jedoch deutlich perichondral verknöchert. Je ein erstes Verkalkungszentrum ist im Processus longum am Incus und im Crus posterius des Stapes sichtbar. Vom Hyoidbogen sind das Basihyale und das Stylohyale verknöchert.

2. Diskussion: Vergleich mit extremen und typischen Nesthockern

Die in anderem Zusammenhang festgestellte unterschiedliche Geburtsreife wird durch die Überprüfung der Schädelossifikation voll bestätigt. Im Geburtsmoment besitzt die Hausspitzmaus im Cranium 10 Knochenzentren mehr als die Wald- und die Wasserspitzmaus. Eine genaue Wertung ergibt sich jedoch erst aus dem Vergleich mit den als typisch bekannten Nesthockerformen. Als Beispiele greife ich drei Vertreter heraus, die als Labortiere am genausten untersucht worden sind und deshalb immer wieder als Musterbeispiele herangezogen werden: der Goldhamster (*Mesocricetus auratus*), die weisse Laborratte (*Rattus norvegicus*) und die weisse Labormaus (*Mus musculus*). Ein Vergleich (Tab. 10) zeigt, dass diese drei Vertreter in ihrer Geburtsreife nicht genau übereinstimmen, aber doch recht nahe beieinander liegen. Dem Hamster fehlen im Geburtsmoment

noch drei, der Ratte noch zwei Zentren, um den Entwicklungsgrad der neonaten Maus zu erreichen. Der Vergleich der Extremitätenossifikation führt zur gleichen Wertung: dem Hamster fehlen bei der Geburt alle Tarsalia, die Ratte besitzt ein Zentrum im Calcaneus (das oft erst einige Stunden nach der Geburt auftritt), die Maus noch zusätzlich eines im Talus.

TABELLE 10

Erstes Auftreten der Knochenkerne bzw. Ossifikationszustand im Geburtsmoment bei Sorex, Crocidura, Didelphis (NESSLINGER, *1956*), Mesocricetus (BEYERLEIN *u.a.*, *1951*), Rattus (SRONG, *1925*) *und* Mus (JOHNSON, *1933*). *Die Zeitangaben in OT oder (PT) sind auf halbe Tage auf- oder abgerundet.* + *bei Geburt vorhanden,* — *bei Geburt fehlend*

	Crocidura	*Mus*	*Rattus*	*Mesocricetus*	*Sorex*	*Didelphis*
Dentale	+	+15½	+17	+12	+	+
Maxillare	+	+15½	+17	+12	+	+
Frontale	+	+15½	+17	+13	+	+
Palatinum	+	+15½	+17½	+13	+	+
Exoccipitale	+	+15½	+17½	+13	+	+
Squamosum	+	+15½	+17½	+13	+	—(3)
Vomer	+	+15½	+17½	+13	+	—(3)
Parietale	+	+15½	+17½	+13	+	—(3)
Jugale	+	+15½	+18	+14	+	—(1)
Basisphenoid	+	+15½	+18½	+13	+	—(8)
Pterygoid	+	+15½	+17½	+14	+	+
Tympanicum	+	+16	+18½	+15	+	+
Nasale	+	+17	+18	+14	+	+
Lacrimale	+	+17	+18	+15	+	+
Goniale	+	+?	+?	+15	+	—(1)
Supraoccipitale	+	+17½	+19½	+14	+	—(8)
Alisphenoid	+	+15½	+19½	+13	—	—(8)
Praesphenoid	+	+18½	+19½	+15	—	—(8)
Orbitosphenoid	+	+18½	+23	+15	—	—(28-35)
Perioticum	+	+17	+19½	—(2)	—	—(28)
Ethmoid	+	+20	—	—(6)	—	—(7-14)
Ethmoturbinalia	+	—	—	—	—	—?
Malleus	+	+20	—	—(3)	—	—(35-42)
Incus	+	—	—	—(2)	—	—(35-42)
Stapes	+	—	—	—(5)	—	—(35-42)
Oss. acc. mallei	+	—	—	—(2)	—	—?

Eine Gegenüberstellung dieser klassischen Nesthockerformen und unserer Untersuchungsobjekte zeigt, dass *Crocidura*, die bezüglich der Extremitätenossifikation genau mit *Mus* übereinstimmt, bei der Geburt etwas reifer ist als diese, da sie über vier zusätzliche craniale Ossifikationszentren verfügt. Andererseits liegt *Sorex* gegenüber *Mesocricetus* deutlich um zwei Zentren im Rückstand (ein selbständiges Praesphenoid wird bei den Soriciden nicht ausgebildet). Dieser

wenig entwickelte Zustand ist bereits bei der Untersuchung zur Extremitätenentwicklung aufgefallen. Ein Vergleich mit den extremsten Nesthockern, die durch die Proto- und Metatherien repräsentiert werden, drängt sich daher auf. Da die letztgenannte Gruppe den Eutherien bedeutend näher steht, soll als Vergleichsobjekt ein Vertreter der Beuteltiere herangezogen werden. Der Geburtszustand der *Marsupialia* ist recht einheitlich; als Beispiel lässt sich das Opossum herausgreifen, weil dessen Ossifikationsmodus von NESSLINGER (1956) mit der Alizarinrotmethode untersucht worden ist. Ein direkter Vergleich mit meinen Ergebnissen ist deshalb möglich.

Der Entwicklungsunterschied von *Sorex* gegenüber *Didelphis* kann der Tabelle 10 entnommen werden, er beträgt im Kopf acht Zentren. Dieser Unterschied ist zahlenmässig recht massiv, grösser jedenfalls als der Unterschied zwischen *Sorex* und *Mesocricetus*. Im Gegensatz dazu stimmt die Ossifikationsreife der Vorderextremitäten bei beiden Arten überein. Die Hinterextremitäten sind für den Vergleich deshalb nicht geeignet, weil sie bei *Didelphis* nach MÜLLER (1967) stark retardiert sind.

Die Zahl der fehlenden oder vorhandenen Zentren darf jedoch nicht als Mass für den Entwicklungsunterschied verwendet werden. Einerseits können ja in einem kleinen Zeitintervall eine grosse Anzahl Knochenzentren synchron auftreten, adererseits ist es möglich, dass chronologisch nacheinander auftretende Zentren zeitlich weit auseinander liegen. Damit dieser Zeitfaktor mit einbezogen werden kann, muss der Geburtszustand von *Didelphis* und *Sorex* mit dem Ossifikationsgeschehen einer Art verglichen werden, deren Entwicklungszeiten genau bekannt sind. Als Vergleichsmassstab soll zunächst wieder die Labormaus dienen. JOHNSON (1933) hat eine Serie von Embryonen untersucht, die in 12-Stundenintervallen fixiert worden waren. Wählt man nun die entsprechenden Embryonalstadien aus, die dem neugeborenen Opossum und der Waldspitzmaus entsprechen, so erhält man vergleichbare Entwicklungszeiten, die allerdings in „Mäusetagen“ ausgedrückt sind. Der Stadienvergleich lässt sich wegen der Heterechronien nur approximativ durchführen. Offenbar treten Squamosum, Vomer, Jugale, Parietale und Pterygoid bei *Didelphis* etwas retardiert auf, d.h. am 1. bis 3. PT. Dies kann jedoch sicher vernachlässigt werden, da in der stark gedehnten Postnatalzeit (die Gehörknöchelchen ossifizieren erst nach 40 Tagen) diese 3 Tage eine geringfügige Heterochronie darstellen. Eine etwas stärkere Verzögerung erfährt auch das Basisphenoid, das aber auch als ein bei den Eutherien akzeleriertes Element aufgefasst werden könnte.

Die Abbildung 42 zeigt diese zeitlichen Korrelationen. Das hypothetische Vergleichsstadium zum Geburtsmoment von *Didelphis* wird von der Maus nach 17 Tagen erreicht, die Geburtsreife von *Sorex* bereits nach 17½ Tagen, 2½ Tage vor dem eigenen Geburtstermin. Der Vergleich mit der Rattenentwicklung zeigt ähnliche Proportionen. Die Hamsterentwicklung eignet sich für diesen Vergleich

weniger, da die ganze Entwicklung sehr schnell abläuft. Günstiger lässt sich ein Vergleich mit der Entwicklungsgeschwindigkeit von *Didelphis* durchführen, weil diese sehr stark gedehnt verläuft. Das Opossum erreicht den Geburtszustand der Waldspitzmaus ca. am 8. PT, denjenigen des Hamsters, der Ratte und der Maus erst nach 28—35 Tagen. MÜLLER (1967) korrelierte den neugeborenen Goldhamster mit dem 30. *Didelphis*-Tag. Das der geburtsreifen Hausspitzmaus entsprechende Stadium wird durch das Opossum ca. am 42. PT erreicht.

Nach der Anzahl der bei der Geburt vorhandenen Ossifikationszentren konnte die Geburtsreife von *Sorex* und *Neomys* zwischen jene von *Didelphis*

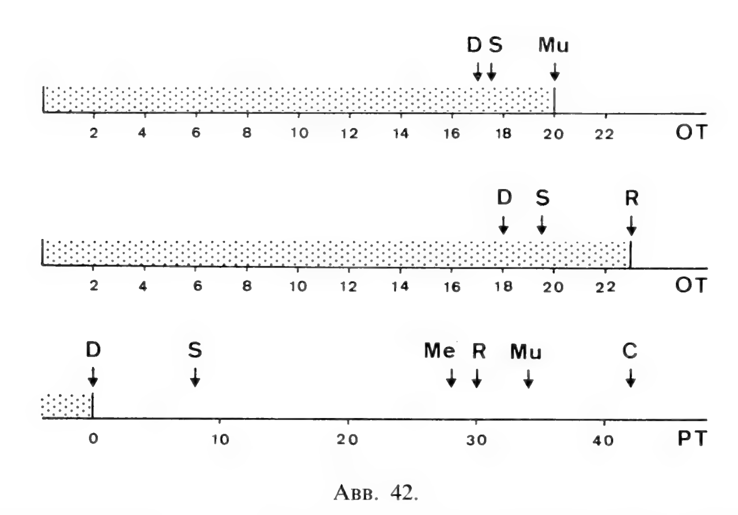


ABB. 42.

Relative Entwicklungszeiten: Im Zeitpunkt ↓ wird das der Geburtsreife entsprechende Stadium durchlaufen. Die Entwicklungszeiten beziehen sich auf die Art, deren Geburt am Ende der punktierten Embryonalzeit liegt. D *Didelphis*, C *Crocidura*, Me *Mesocricetus*, Mu *Mus*, R *Rattus*, S *Sorex*.

und *Mesocricetus* eingeordnet werden. Auf Grund der zeitlichen Korrelationen ist nun eine viel präzisere Aussage möglich: Die Geburtsreife von *Sorex* und *Neomys* liegt dem Geburtszustand der Marsupialier wesentlich näher als demjenigen der zur Zeit bekannten Eutheriennesthocker. Damit ist für die Eutherien erstmals eine Geburtssituation nachgewiesen, die bisher als hypothetische Situation für die Vorfahren bereits mehrfach gefordert worden ist. MÜLLER (1968*a*) postulierte auf Grund ontogenetischer Studien eine ursprüngliche Geburtsreife für Eutherienvorfahren, die in wesentlichen Merkmalen (z.B. Ausbildungsgrad der Kiefergelenke) mit unseren extremen Formen übereinstimmt.

Im Gegensatz zu diesen primitiven Formen ist die Hausspitzmaus durch eine fortgeschrittene Geburtsreife gekennzeichnet, die sogar diejenige der Labormaus übertrifft. Erste Anzeichen einer Ossifikation im Incus und Stapes, dazu enchondrale Ossifikationszentren im Ethmoturbinale und der Crista semicircularis

sind deutliche Beweise für diesen hinausgeschobenen Geburtsmoment. Ein Vergleich mit einer naheverwandten Gattung zeigt, dass *Crocidura* trotz dieser progressiven Tendenzen durchaus dem bekannten Nesthockertypus angehört. *Suncus etruscus* ist durch noch fehlende Zentren im Incus, Stapes und Lamina cribrosa gekennzeichnet. Über diese Zwischenform schliesst sich *Crocidura* direkt der typischen Nesthockergruppe von *Mesocricetus*, *Rattus* und *Mus* an.

Die Tatsache, dass auch unter den rezenten *Placentalia* extreme Nesthocker zu finden sind, deren Geburtsreife wesentlich näher bei derjenigen der *Marsupialia* als der als typisch bekannten Eutheria-Nesthocker liegt, verlangt eine Überprüfung der bisher angewandten Begriffe. Die früher werwendeten Bezeichnungen „extreme Nesthocker" für die Geburtssituation der *Marsupialia* und „Nesthocker" oder „Eutheria-Nesthocker" für alle nesthockenden Vertreter der *Placentalia* werden der tatsächlichen Situation nicht gerecht. Ich schlage deshalb vor, die Vertreter vom extremen Geburtstypus als primitive Nesthocker, diejenigen mit der bereits wesentlich verbesserten Geburtssituation vom Gepräge der Muriden als evoluierte Nesthocker zu bezeichnen. Diese Begriffe haben den Vorteil, dass sie auch eine phylogenetische Wertung enthalten. Die Definition muss vorerst auf den wenigen Kriterien basieren, die genügend untersucht worden sind. Die Ossifikationskriterien beziehen sich auf die Kalkfärbung durch Alizarinrot oder die Röntgenmethode.

Primitive Nesthocker:

1. Extremitätenossifikation gekennzeichnet durch das Fehlen der Metacarpalia und Metatarsalia, Grund-und Mittelphalangen;
2. Kopfossifikation gekennzeichnet durch das Fehlen des Alisphenoids und Orbitosphenoids;
3. Sekundäres Kiefergelenk gekennzeichnet durch das Fehlen einer Gelenkspalte.

Evoluierte Nesthocker:

1. Metacarpalia und Metatarsalia verkalkt oder verknöchert;
2. Zentren von Alisphenoid und Orbitosphenoid sind vorhanden;
3. Sekundäres Kiefergelenk gekennzeichnet durch doppelte Gelenkspalte.

Ob diese Einteilung in primitive und evoluierte Nesthocker gerechtfertigt ist, soll durch eine Überprüfung der Eutheria-Nesthockerzustände abgeklärt werden. Nur wenn keine Übergangsformen gefunden werden können, die in ihrer Reife zwischen *Sorex* und *Mesocricetus* stehen, hat diese Klassifizierung eine Berechtigung.

3. Beziehung zwischen Ontogenesemodus und Soricidensystematik

Es stellt sich nun zwangsläufig die Frage, ob diese sehr charakteristischen Unterschiede zwischen *Sorex* und *Crocidura* zufällige artspezifische Merkmale sind oder ob ihnen eine höhere, systematische Wertigkeit zukommt. Benazzi (1933) hat zwar auf die Einheitlichkeit des Geburtszustandes innerhalb engerer systematischer Einheiten hingewiesen, doch sind seither immer wieder Ausnahmen entdeckt worden. Unter den allgemein nesthockenden Muriden sei hier nur auf *Acomys*, *Sigmodon* und *Otomys* verwiesen (Dieterlen, 1963, 1968), die bereits den Nestflüchterzustand erreicht haben.

Eine Überprüfung der vorhandenen Literatur zeigt, dass ausführliche Berichte über den Geburtszustand der Soriciden fehlen. Kleine Hinweise genügen jedoch oft, um die betreffende Art dem einen oder andern Ontogenesemodus zuzuordnen. Ausser dem Geburtszustand vermitteln Angaben über die Tragzeit und den Zeitpunkt der Lidöffnung entscheidende Anhaltspunkte zur Beurteilung. Letztgenanntes Merkmal wurde bereits früher in der Tabelle 4 zusammengestellt. Dieser ist zu entnehmen, dass 4 *Crocidura*-Arten und 2 *Suncus*-Arten die Augen 7—15 Tage nach der Geburt öffnen und deshalb sicher dem evoluierten Nesthockertypus zuzuordnen sind. Alle untersuchten Vertreter der Gattungen *Sorex*, *Neomys* und *Blarina* benötigen dazu 18—23 Tage und erweisen sich dadurch eindeutig als primitive Nesthocker. Eine fragliche Stellung nimmt nur *Cryptotis* ein, deren Augen sich bereits im Alter von 14 Tagen öffnen, die jedoch nach Conaway (1958) eine Tragzeit von 21—23 Tagen aufweist. Hamilton (1944) verdanken wir glücklicherweise die Aufnahme einer neugeborenen *Cryptotis* und eines Durchsichtspräpartes desselben Stadiums. Leider fehlt dazu jeglicher Kommentar. Da sich die Knochenelemente des Kopfes nicht abgrenzen lassen und auch die Handossifikation nicht eindeutig zu erkennen ist, können die entscheidenden Kriterien nicht beurteilt werden. Der gesamte Aspekt ist jedoch mit jenem von *Sorex* so übereinstimmend, dass mit Sicherheit auf eine gleiche Geburtssituation geschlossen werden darf.

Die Verteilung der typischen Geburtszustände unter den Soriciden scheint nach diesen Ergebnissen keine zufällige. Die durch primitive Nesthocker gekennzeichneten Gattungen *Sorex*, *Neomys*, *Blarina* und *Cryptotis* sind alles Vertreter der Unterfamilie der *Soricinae*. Alle Gattungen, die bei der Geburt einen evoluierten Nesthockerzustand aufweisen, *Crocidura* und *Suncus*, gehören zur Unterfamilie der *Crocidurinae*. Ob diese Korrelation auch für die nichtuntersuchten Gattungen zutrifft, kann natürlich nicht mit Sicherheit bejaht werden. Immerhin liegt die Vermutung nahe, dass eine solche Übereinstimmung vorliegen könnte. Eine Kontrolle dieser Fakten bei anderen Gattungen ist besonders deshalb erwünscht, weil sich hier eine Möglichkeit abzeichnet, die noch heute umstrittene systematische Gliederung der Soriciden neu zu überprüfen.

Die Gliederung der Soriciden erfolgte zuerst durch MILNE-EDWARDS (1868-1874) auf Grund der unterschiedlichen Zahnfärbung, was zur Unterscheidung der *Soricinae* und *Crocidurinae* führte (der Spezialfall der *Scutisoricinae* soll hier nicht berücksichtigt werden). Dieses Kriterium wurde von verschiedenen Palaeontologen wie auch von Taxonomen für allzu leicht befunden, um eine Gliederung in Unterfamilien zu rechtfertigen. So schreibt beispielsweise HIBBARD (1950): „As it appears that tooth color alone can no longer be considered an important character by which the shrews may be divided into subfamilies, it is proposed that the subfamily *Crocidurinae* be united with the subfamily *Soricinae*.“ Auch ELLERMAN und MORRISON-SCOTT (1951) sind dieser Ansicht: „This division into subfamilies, which is adopted by many authors, seems to be based chiefly on the *Soricinae* having the teeth pigmented at the tips, and the *Crocidurinae* having the teeth entirely white. Other authors, e.g. Allen, Miller and Bobrinskii, do not recognize these subfamilies and we concur with them, especially in view of the variability in the extent, or even the entire absence, of the pigmentation of the teeth in the *Soricinae*.“

Im systematischen Teil des Traité de Zoologie vertreten HEIM DE BALSAC und BOURLIÈRE (1955) eine ähnliche skeptische Haltung.

Sollten die in der vorliegenden Untersuchung gefundenen Unterschiede auch für die nichtuntersuchten Gattungen zutreffen, so wäre durch den Entwicklungsmodus (Geburtsreife, Tragzeit, Zeitpunkt des Augenöffnens usw.) ein weiteres Kriterium für die systematische Zuordnung gefunden, die eine Unterteilung in *Soricinae* und *Crocidurinae* rechtfertigt. Allerdings sind diese Ontogenesemerkmale für den Palaeontologen unbrauchbar, doch soll ja nur gezeigt werden, dass neben den Merkmalen der Zahnfärbung und einigen morphologischen Unterschieden im Zahnbau (SABAN, 1958) und im Kieferbau (REPENNING, 1967) sich diese Unterfamilien auch durch andere Merkmale scharf unterscheiden.

4. Überprüfung der Eutheria-Geburtszustände auf primitive Nesthocker

Nachdem für gewisse Soriciden eine primitive Geburtssituation gezeigt werden konnte, die bisher bei Eutherien nicht beobachtet worden ist, muss nun die Frage abgeklärt werden, ob nicht auch andere Vertreter der Eutherien diese ursprüngliche Nesthockerreife aufweisen. Verschiedene Beschreibungen, die bereits Hinweise auf eine Ähnlichkeit mit Beutlerjungen enthalten, lassen eine solche Möglichkeit durchaus offen. Insbesondere sind die Geburtszustände vieler Insektivoren so mangelhaft bekannt, dass eine Überprüfung dieser Gruppen besonders wichtig erscheint. Die Kontrolle soll nur unserem Problem gelten, auf eine Beschreibung des Geburtszustandes evoluierter Vertreter muss im Rahmen dieser Arbeit verzichtet werden.

Talpidae

Mit den Spitzmäusen zusammen bilden die Maulwürfe die Überfamilie der *Soricoidea*. Da sämtliche Vertreter in der Gefangenschaft schwer zu halten sind, fehlen Untersuchungen zur Jugendentwicklung, die eine genaue Beurteilung erlauben würden. Immerhin liegt über *Talpa europaea* ein Beitrag von Parker (1885) vor, der sich mit der Kopfentwicklung befasst. Zwei der untersuchten Stadien sind besonders wichtig. Das „Stadium 8" mit 41 mm Körperlänge, von Parker als reifer Embryo bezeichnet und das „Stadium 9" von 45 mm Körperlänge, das auf ein Postnatalalter von 4—5 Tagen geschätzt worden ist. Da die Geburtsgrösse nach Adams (1909, zit. bei Moor, 1933) 42—44 mm beträgt, dürfte dieses letzte Stadium etwas jünger sein, um so mehr als nach Adams ein Junges am 5. Tag 62 mm mass.

Für die Beurteilung ist die Ersatzossifikation von entscheidender Bedeutung. Das Stadium 8 weist folgende Vernöcherungszentren im Chondrocranium auf: Basi-, Ex- und Supraoccipitalia, Basisphenoid und Orbitosphenoid. Weitere Zentren fehlen! Diese Ossifikationsfolge ist erstaunlich, denn üblicherweise verknöchert das Alisphenoid vor dem Orbitosphenoid. Das Stadium 9 ist dem vorangehenden sehr ähnlich, das Alisphenoid ist hier postnatal immer noch nicht verknöchert. Dafür ist ein neues, ausgedehntes Zentrum, das sogenannte „Prootic" in der Gehörregion aufgetreten. Das Erscheinen dieses neuen Elementes ist, verglichen mit dem übrigen Zustand, völlig überraschend, da dasselbe Zentrum bei *Crocidura* (es wurde von Parker bei *Sorex* ebenfalls als „Prootic" bezeichnet) als eines der letzten in der Gehörregion erst am 5. PT auftritt!

Diese wenigen Anhaltspunkte zeigen, dass bei *Talpa* beträchtliche Heterochronien auftreten, die eine Beurteilung ohne Neuüberprüfung der Fakten verunmöglichen. Wenn die pränatale Ossifikation des Orbitosphenoids als elementspezifische Akzeleration aufgefasst wird, liesse sich *Talpa* noch dem primitiven Nesthockertypus zuordnen, da das Alisphenoid im Geburtsmoment sicher noch nicht verknöchert ist. Die Annahme einer Retardation im Alisphenoid hätte zur Folge, dass *Talpa* als evoluierter Nesthocker angesehen werden müsste.

Moor (1933) versuchte mit Hilfe von fixiertem Museumsmaterial und allen erreichbaren Literaturangaben die Jugendentwicklung von *Talpa* zu rekonstruieren. Einzelne Punkte der Befunde erinnern so stark an die Jugendentwicklung von *Sorex* und *Neomys*, dass auch aus dieser Sicht die Möglichkeit einer primitiven Geburtssituation nicht ausgeschlossen werden kann. Bei einem durch Adams im Freiland kontrollierten Wurf öffneten sich die Ohren mit 17 Tagen, die Augen mit 21 bis 22 Tagen bei einer Körperlänge von 118 mm. Moor fand bei Tieren von 118 mm und 141 mm Länge, dass deren Zähne noch nicht durchgebrochen waren. Bei anderen Exemplaren von 115 mm, 120 mm und 128 mm war erst ein Teil der Zahnspitzen sichtbar. Diese Stadien, die nahezu Adultgrösse erreicht hatten, bezeichnete Moor als „riesenhafte Säuglinge", ein Ausdruck der ebenso

gut für Wald- und Wasserspitzmäuse, welche kurz vor dem Zahndurchbruch stehen, zutrifft.

Vieles spricht dafür, das *Talpa* möglicherweise ebenfalls ein primitiver Nesthocker ist. Dies wäre wegen der nahen systematischen Verwandtschaft mit den Soriciden durchaus denkbar. Eine definitive Zuordnung werden jedoch erst neue Untersuchungen erlauben.

Tenrecoidea

Nach der Einteilung von SABAN (1954) wird die Überfamilie der *Tenrecoidea* in die Unterordnung der *Soricomorpha* gestellt. Besonders die Familie der *Tenrecidae* gilt in manchen Belangen als besonders ursprünglich, was sich beispielsweise auch in den Hirnindices ausdrückt (STEPHAN, 1967). Ein weiteres Zeichen dafür ist die besonders grosse Jungenzahl; BLUNTSCHLI (1937) hat bei einem Centetes-Weibchen 32 weitentwickelte Foeten vorgefunden. Trotzdem sind die Neonaten vom evoluierten Nesthockertypus. Aus eigener Anschauung ist mir *Echinops telfairi* bekannt. Die Geburtsreife dieser Art übertrifft gar diejenige der Hausspitzmaus. Nach den Erfahrungen von OESCHGER (pers. Mitteilung) sind die Jungen schon wenige Tage nach der Geburt fähig, selbständig zu fressen.

Für *Setifer setosus* liegen wiederum Angaben von ROUX (1947) vor. Der älteste von ihm untersuchte Embryo hatte eine Länge von 47,4 mm. Bei diesem Stadium ist das Alisphenoid durch perichondrale Verknöcherung bereits kontinulierlich mit dem Basisphenoid verbunden. Das Orbitsophenoid ist ebenfalls verknöchert, und die Zentren in der Gehörkapsel sowie in der Lamina cribrosa zeigen an, dass bereits dieser Embryo die typische Geburtssituation des evoluierten Nesthockers erreicht hat.

Unter den *Tenrecoidea* weisen die *Solenodontidae* viele progressive Merkmale auf. Gesteigerte Körpergrösse, reduzierte Jungenzahl und relativ hoher Cerebralisationsgrad können in diesem Zusammenhang angeführt werden. Beobachtungen von THUMB über ein Junges von *Solenodon paradoxus* sind durch MOOR (1936) mitgeteilt worden. Das betreffende Jungtier wurde auf ein Alter von 3 Tagen geschätzt. Sein Gewicht betrug 131 g. Die beigefügte Photographie zeigt, dass dieses Junge bereits den Bauch von der Unterlage abheben konnte. Gewicht, Grannenhaare und die festgestellte Motilität beweisen, dass es sich bei dieser Art um einen evoluierten Nesthocker handelt.

Chrysochloroidea

Auch für diese Gruppe, die systematisch zu den *Soricomorpha* gestellt wird, bietet die Arbeit von ROUX (1947) den sicheren Beweis, dass sie keine primitiven Nesthocker sind. Der älteste, untersuchte Embryo von *Eremitalpa granti* mass 45 mm. Ausgedehnte Ossifikationszentren im Ali -und Orbitosphenoid, sowie in

der Ohrkapsel und den *Turbinalia* zeigen, dass bereits dieser Embryo das Geburtsstadium des evoluierten Nesthockers erreicht hat.

Erinaceomorpha

Neonate Igel (*Erinaceus europaeus*) weisen einen den Hausspitzmäusen entsprechenden Ossifikationsgrad auf, was sie eindeutig als evoluierte Nesthocker charakterisiert.

Macroscelididoidea

Die in ihrer systematischen Stellung umstrittenen *Macroscelididae* weisen, was die Geburtsreife betrifft, einen für Insektivoren einmaligen Geburtszustand auf: Alle bisher untersuchten Vertreter sind Nestflüchter. Hoesch (1959) beschrieb beispielsweise die Jugendentwicklung von *Elephantulus intufi alexandri*. Die Neonaten hatten bei der Geburt offene Augen und waren voll behaart.

Tupaioidea

Die systematische Zuordnung der Tupaiiden ist ebenfalls umstritten; die einen Autoren stellen sie noch zu den Insektivoren, die andern gliedern sie bereits den Primaten an. Martin (1968) hat mit seiner umfassenden Untersuchung zur Fortpflanzungsbiologie von *Tupaia belangeri* das ganze Problem neu aufgerollt und auf einige Besonderheiten hingewiesen, die möglicherweise darauf hindeuten, dass diese Gruppe sich ganz besonders früh von den übrigen Eutherien abgetrennt habe. Die Jungen sind jedoch eindeutig evoluierte Nesthocker. Dafür spricht u.a. das Geburtsgewicht von 10 g sowie das Verhältnis von Tragzeit (45 Tage) zu postnataler Lidöffnung, die nach 19—23 Tagen erfolgt.

Rodentia

Eine umfangreiche Zusammenstellung wichtiger Ontogenesedaten dieser heterogenen Gruppe (unter besonderer Berücksichtigung der Tragzeit und des Termins des Augenöffnens) hat Dieterlen (1963) veröffentlicht. Alle Fakten weisen darauf hin, dass sämtliche Nesthocker unter den Nagern dem evoluierten Typus angehören. Die *Sciuromorpha*, die von Dieterlen als extreme Nesthocker bezeichnet worden sind, machen hierin keine Ausnahme. Die Verwendung des Begriffes „extreme Nesthocker“ soll hier lediglich die Tatsache verdeutlichen, dass viele Vertreter dieser Gruppe, z.B. auch die Eichhörchen, wegen ihrer langsamen Entwicklungsgeschwindigkeit eine sehr lange Nestlingszeit aufweisen.

Dermoptera

Die Beschreibung, die Schulz-Westrum (1969) gibt, scheint auf eine primitive Geburtssituation hinzudeuten: „Es wird in noch halb keimlinghaftem Zustand

geboren, fast so unterentwickelt wie junge Beuteltiere". Wahrscheinlich geht diese Angabe auf zur STRASSEN (1912) zurück, der WALLACE wie folgt zitiert: „ ... einmal schoss ich ein Weibchen mit einem sehr kleinen, zarten, nackten, gerunzelten und blinden Wesen, das an seiner Brust hing und an junge Beuteltiere erinnerte." Diese Aussage lässt natürlich keine Schlüsse zu. Wiederum vermag eine Arbeit zur Schädelmorphologie die Situation zu klären. PARKER (1885) beschrieb einen Embryo von *Cynocephalus (Galeopithecus) volans*, der ihm einen sichtlich reifen Eindruck machte und eine Länge von ca. 14 cm aufwies. Das Ali- und Orbitosphenoid ist bei diesem Stadium verknöchert, ebenso bereits die Gehörknöchelchen, ein sicheres Zeichen, dass die *Dermoptera* eine evoluierte Geburtssituation aufweisen.

Carnivora

Die Raubtiere zeigen sämtliche Übergänge vom evoluierten Nesthocker bis zum ausgesprochenen Nestflüchter. An der Basis stehen wahrscheinlich die Musteliden, denn neonate Hermeline (*Mustela erminea*) scheinen neugeborenen Mäusen bezüglich Integument und Motilität recht ähnlich zu sein (H. MÜLLER, 1970). Die meisten Carnivoren liegen jedoch im Übergangsfeld zu den Nestflüchtern und sind charakterisiert durch einen nur kurzfristigen postnatalen Augenverschluss und einen kurzhaarigen Pelz.

Ein besonderes Problem bieten die rangmässig höchststehenden Carnivoren, die Bären. Sie bilden die berühmte Ausnahme von der Präzedenzregel der Ontogenesetypen, denn auf Grund ihrer hohen Cerebralisation müssten sie unter den Raubtieren den reifsten Geburtszustand aufweisen. Sie sind jedoch unter den Eutherien bei der Geburt durch den höchsten Hirnvermehrungsfaktor ausgezeichnet, der nach PORTMANN (1962) und WIRZ (1954) als Gradmesser für die Geburtsreife herangezogen werden darf. Demnach muss, so schliesst WIRZ, der Bär den primitivsten Geburtszustand unter den Eutherien aufweisen. Werden zur Bestimmung der Geburtsreife Ossifikationskriterien angewendet, ergibt sich eine andere Klassifizierung. PETRI (1935) publizierte Röntgenaufnahmen eines 6 Tage alten Eisbären (*Thalarctos maritimus*) und bemerkte dazu, dass alle vorhandenen Zentren mit Sicherheit bereits im Geburtsmoment ausgebildet waren. Vom Handskelett sind alle Metacarpalia und Phalangendiaphysen ossifiziert, vom Fussskelett die Metatarsalia, die Phalangendiaphysen und der Calcaneus. Für den Braunbären (*Ursus arctos*) haben STEFANIAK und LANDOWSKA-PLAZEWSKA (1969) dieselbe Situation gefunden. Diese Befunde zeigen eindeutig, dass die Bären dem evoluierten Nesthockertypus angehören. Die Vermutung, dass der Vermehrungsfaktor nicht allein vom Entwicklungsgrad, sondern auch vom Cerebralisationsgrad der Adultform abhängig ist, zeigt sich im Spezialfall des Bären deutlich. Im Geburtszeitpunkt ist sein Stammhirn auf einer ähnlichen Entwicklungsstufe wie beim neugeborenen Hund, die Hemisphären sind dagegen

viel weniger weit entwickelt (PORTMANN, im Druck). Das phylogenetische junge Neopallium wird offenbar auch ontogenetisch spät ausgebildet. Bei einer hochcerebralisierten Form mit Nesthockerjungen muss diese Situation zwangsläufig zu einem extremen Vermehrungsfaktor führen. Eine befriedigende Deutung für die Ausnahmesituation des Bären als hochcerebralisierten Nesthocker ist jedoch auch hier nicht möglich.

DISKUSSION

Die knappe Übersicht über die Geburtszustände der Eutherien zeigt, dass ausserhalb der Insektivoren keine primitiven Nesthocker bekannt sind und kaum mehr erwartet werden können. Auch unter den Insektenfressern haben fast alle Vertreter den evoluierten Nesthockerzustand erreicht, neben einigen Soriciden weisen höchstens noch die nächsten Verwandten, die *Talpidae*, primitive Geburtszustände auf. In phylogenetischer Hinsicht darf man daraus schliessen, dass sich die Überfamilie der *Soricoidea* zu einem Zeitpunkt vom Insektivorengrundstock abspaltete, als der evoluierte Nesthockerzustand bei diesen Formen noch nicht erreicht war. Wenn der Geburtzustand des primitiven Nesthockers jedoch für die ursprünglichen Insektivoren typisch war, muss er auch den Vorfahren der übrigen Eutherien eigen gewesen sein. Die Geburtszustände stimmten demnach bei den damaligen Eutherien und Metatherien überein. Im Unterschied zu diesen hatten jene jedoch bereits den günstigeren Placentationsmodus erreicht, der vermutlich die wichtigste Voraussetzung für den Schritt zum evoluierten Nesthocker darstellte. Wann im Einzelfall dieser Schritt vollzogen wurde, kann nicht ausgesagt werden, da die Wurzeln der Eutherienordnungen palaeontologisch nur mangelhaft belegt sind und fossile Überreste kaum Aussagen über den Ontogenesemodus vermitteln. Es ist jedoch sicher, dass dieser Evolutionsschritt mehrmals unabhängig stattgefunden hat und bereits auf dem „Insektivorenniveau" realisiert worden ist.

Die Soriciden bilden für diesen Vorgang, der in seinen einzelnen Teilen keineswegs bekannt ist, einen möglichen Modellfall. Es darf wohl angenommen werden, dass der evoluierte Geburtszustand oder zumindest eine Potenz dazu bereits bei den frühesten Formen der *Crocidurinae* manifestiert war. Möglicherweise führte sogar diese Errungenschaft zur eigenständigen Entwicklung und stetig grösseren Differenz gegenüber den *Soricinae*. Unter der Voraussetzung, dass *Crocidosorex* mit ihrem intermediären Charakter der Basis der *Crocidurinae* nahe steht, müsste der Umschwung im Oligocaen stattgefunden haben.

Des weitern stellt sich nun auch die Frage nach den Voraussetzungen, die den ersten Evolutionsschritt zum evoluierten Nesthocker ermöglichten. Die Tatsache, dass dieser Schritt mit wenigen Ausnahmen allen rezenten Eutherien geglückt ist, könnte ein Zeichen dafür sein, dass diese Phase der Entwicklung

mit einem beträchtlichen Selektionswert verbunden war. Die Familie der Soriciden bietet vielleicht die einmalige Möglichkeit, die Änderung der Wechselwirkung zu studieren, die mit dieser ersten Phase verbunden sind. Allerdings darf dabei nicht unberücksichtigt bleiben, dass der Ontogenesemodus der *Socricinae* nicht mehr der reinen archaischen Form entspricht. Die Unterschiede gegenüber den Metatherien deuten an, dass die Rotzahnspitzmäuse bereits auf dem Weg sind, ihre Geburtssituation ebenfalls zu verbessern.

Zusammenfassung

Diese Studie analysiert die Nesthockerontogenese einer archaischen Eutherien-Gruppe unter Berücksichtigung der Korrelation zwischen Entwicklungsgeschwindigkeit, Tragzeit und Geburtsreife. Als Untersuchungsobjekt wurden 3 Vertreter der *Soricidae* gewählt: *Crocidura russula* (Hausspitzmaus), *Sorex araneus* (Waldspitzmaus) und *Neomys fodiens* (Wasserspitzmaus). Die unterschiedliche Dauer ihrer Tragzeit — sie beträgt bei *Crocidura* 30, bei *Sorex* und bei *Neomys* nur 20 Tage (Vogel, 1972) — bot Gelegenheit zum Studium der damit verbundenen phylogenetischen Probleme.

Eine exakte Beschreibung der Jugendentwicklung soll ermöglichen, Material unbekannten Alters auf ± 1 Tag genau zu datieren. Der Vergleich der Geburtsstadien zeigt, dass *Crocidura*, die durch die längere Tragzeit gekennzeichnet ist, in wesentlich reiferem Zustand geboren wird.

Zur Analyse der Entwicklungsgeschwindigkeit wurde das zeitliche Auftreten auffälliger Ontogenesemerkmale bestimmt. Dabei wird das absolute Alter in Ontogenesetagen (OT) angegeben, das Alter bezüglich der Geburt in Postembryonaltagen (PT). Besondere Beachtung verdienen die transitorischen Verschlüsse, da sie wichtige Aussagen über den Ontogenesemodus zulassen. Die Lippenverwachsung, die als elastische Membran die Lippenränder verbindet, ist bei den Soriciden in einer für Eutherien einmaliger Weise ausgebildet. Bei *Crocidura* wird sie am 6., bei *Sorex* und *Neomys* erst am 11. oder 12. PT gelöst. Sie wird für diese Arten als Saughilfe gedeutet. Die sekundäre Finger- und Zehenverwachsung wird bei *Crocidura* am 38. OT (= 8. PT), bei *Sorex* am 37. OT (= 17. PT) und bei *Neomys* am 39. OT (= 19. PT) gelöst. Eine Korrelation zu einem bestimmten Ossifikationsgrad oder zur Ausbildung des Integumentes liegt nicht vor. Der Verschluss des Meatus accusticus externus, an welchem zwei Hautfalten der Scapha beteiligt sind, wird bei allen Arten um den 38.—39. OT gelöst; der Augenverschluss wird um den 40. OT gelöst. Die synchrone Lösung dieser Verschlüsse deutet auf eine übereinstimmende Entwicklungsgeschwindigkeit bei diesen Arten hin. Die Selbständigkeit wird von *Sorex* am 46., von *Crocidura*

am 47. und von *Neomys* am 48. OT erreicht, unmittelbar nach dem vollständigen Zahndurchbruch.

Neben diesen synchronen Vorgängen sind bedeutende Heterochronien festzustellen, die sicher auf die unterschiedliche Tragzeit zurückzuführen sind. Beispielsweise passt sich der Haardurchbruch sehr stark der Geburtssituation an, einzig die Schnurrhaare, die bei *Neomys* am 21. OT, bei *Sorex* am 22. OT und bei *Crocidura* am 24. OT durchbrechen, lassen noch eine ursprünglich ähnliche Entwicklungsgeschwindigkeit erkennen. Noch deutlicher demonstriert der Wachstumsverlauf die Abhängigkeit vom Geburtszeitpunkt. Die postnatalen Wachstumskurven von *Crocidura* und *Sorex* können durch eine Verschiebung von ca. 8 Tagen fast zur Deckung gebracht werden! In der verlängerten intrauterinen Phase wird das Wachstum bei *Crocidura* offenbar stark retardiert. Mit dem Wachstum aufs engste korreliert ist das Ossifikationsgeschehen, das an Hand des Extremitätenskelettes untersucht worden ist. Der Ossifikationsgrad der neonaten *Crocidura* wird durch *Sorex* und *Neomys* um 5 Ontogenesetage früher erreicht.

Zwischen Tragzeit und Ontogenesemodus gelten bei den Soriciden deshalb folgende Beziehungen: Die Form mit der verlängerten Tragzeit und der evoluierteren Geburtssituation zeigt eine deutliche Retardation in Wachstums- und Ossifikationsgeschwindigkeit. Andere Entwicklungsprozesse bleiben von dieser Änderung unberührt, was besonders deutlich im Lösungszeitpunkt der transitorischen Verschlüsse zum Ausdruck kommt. Diese Korrelation bietet eine Erklärung für die Tatsache, dass bei Nestflüchtern der Zeitpunkt der Lidöffnung bezüglich der Ossifikation sehr früh erfolgt, bei Nesthockern dagegen erst sehr spät. *Sorex* erweist sich hierin als extremste Form, da der Zeitpunkt des Augenöffnens mit dem Ende des Ossifikationsgeschehens im Handskelett (Abbau der Epiphysenfugen in Radius und Ulna) fast zusammenfällt.

Die Beurteilung der unterschiedlichen Geburtsreife bei den Soriciden erfordert einen Vergleich mit andern Säugern: Die Ossifikation der Hand im Geburtsmoment stimmt bei *Sorex* und *Neomys* genau mit jener von *Didelphis virginiana* (Marsupialia) überein, bei *Crocidura* entspricht sie jener der typischen Eutheria-Nesthocker. Ein Vergleich der Schädelossifikation zeigt, dass neonate *Sorex* und *Neomys* in ihrer Reife dem 8. PT von *Didelphis*, neonate typische Eutheria-Nesthocker (*Crocidura, Mus*, usw.) dem 30.—40. PT von *Didelphis* entsprechen. Für die extremen Formen der Metatherien und Eutherien wird die Bezeichnung **„primitive Nesthocker"**, für die typischen Eutheria-Nesthocker die Bezeichnung **„evoluierte Nesthocker"** vorgeschlagen.

Soweit die heute bekannten Fakten eine Beurteilung erlauben, entsprechen alle Vertreter der *Soricinae* dem primitiven Nesthockertypus, alle Vertreter der *Crocidurinae* dem evoluierten Nesthockertypus. Damit ist ein weiteres Kriterium gefunden, das die umstrittenen Unterfamilien der *Soricidae* rechtfertigt. Eine

Überprüfung der übrigen Eutherien zeigt, dass höchstens noch unter den *Talpidae* primitive Nesthocker gefunden werden können.

Die Ontogenese von *Sorex* und *Neomys* beweist, dass der Geburtszustand der ursprünglichen Eutherien jenem der Beutler ähnlich war. Die Familie der Soriciden zeigt damit einen rezenten Modellfall für den Evolutionsschritt vom primitiven zum evoluierten Nesthocker.

Résumé

Ce travail analyse l'ontogenèse d'un groupe primitif d'Euthériens du point de vue particulier de la corrélation entre la vitesse de croissance, la durée de gestation et l'état du développement à la naissance. Comme sujet nous avons choisi 3 représentants des *Soricidae*: *Crocidura russula* (Musaraigne musette), *Sorex araneus* (Musaraigne carrelet) et *Neomys fodiens* (Musaraigne aquatique). Les différences dans les durées de gestation — 30 jours pour *Crocidura*, 20 jours pour *Sorex* et *Neomys* (Vogel, 1972) ont permis d'étudier les différents problèmes phylogénétiques qui y sont liés.

La description précise d'une partie du développement juvénile doit permettre une datation au jour près des spécimens d'âge inconnu. L'état du développement des nouveau-nés de *Crocidura* est beaucoup plus avancé que celui des deux autres espèces.

Pour analyser la vitesse du développement, nous avons étudié quelques processus histogénétiques et nous avons comparé quelques moments caractéristiques du développement. Dans ce but, l'âge absolu est donné en jours ontogénétiques (OT) et l'âge relatif se rapportant à la naissance en jours postembryonnaires (PT). Les formations occlusionelles transitoires méritent une attention spéciale: Les *Soricidae* sont caracterisés par une occlusion partielle des lèvres qui est bien meilleure que chez les autres Euthériens. Chez *Crocidura* on trouve cette constitution jusqu'au 6^e^ jour (PT), chez *Sorex* et *Neomys* jusqu'au 11^e^ ou 12^e^ PT. La soudure secondaire des doigts disparaît chez *Crocidura* le 38^e^ OT, chez *Sorex* le 37^e^ OT et chez *Neomys* le 39^e^ OT. La fermeture du *meatus acusticus externus*, formée par deux replis du pavillon, est supprimée chez les trois espèces le 38^e^ ou le 39^e^ OT, et les paupières s'ouvrent autour du 40^e^ OT. La suppression simultanée de ces obturations semble indiquer que la vitesse de développement est la même chez les trois espèces. Le sevrage suit immédiatement l'éruption complète des dents, chez *Sorex* le 46^e^ OT, chez *Crocidura* le 47^e^ OT et chez *Neomys* le 48^e^ OT.

D'autre part, on trouve des décalages significatifs en rapport avec les différentes durées de gestation. Les phanères (exception faite des poils sensoriels) en sont un exemple remarquable. Les différences les plus intéressantes concernent

la croissance. Chez *Crocidura* la phase embryonnaire particulièrement longue retarde la croissance. La vitesse d'ossification, étudiée au niveau de la patte, est dépendante de la croissance et montre le même retard. En ce qui concerne cette ossification, le stade de développement du nouveau-né de *Crocidura* est atteint par *Sorex* et *Neomys* 5 jours plus tôt.

Les corrélations entre l'ontogenèse et la durée de gestation chez les *Soricidae* sont les suivantes: Les espèces à gestation prolongée, dont le développement à la naissance est plus évolué, montrent un retard en ce qui concerne la croissance et la vitesse d'ossification. D'autres processus de développement, comme par exemple les formations occlusionelles transitoires conservent la même vitesse primaire de développement. Cette corrélation explique le fait que chez les nidifuges les yeux s'ouvrent par rapport à l'ossification beaucoup plus tôt que chez les nidicoles.

Les différents stades de maturité observés à la naissance doivent être comparés avec ceux des autres mammifères. Chez *Sorex* et *Neomys*, l'ossification de la main au moment de la naissance correspond exactement à celle de *Didelphis* (Marsupiaux), celle de *Crocidura* correspond à ce que l'on trouve chez *Mus* et chez les autres Euthériens nidicoles typiques. Une comparaison de l'ossification du crâne montre que la maturité de *Sorex* et *Neomys* à la naissance correspond à un stade de développement chez *Didelphis* du 8^{e} PT; par contre les nouveau-nés de *Crocidura* correspondent à un développement de *Didelphis* du 30^{e} à 40^{e} PT. Pour les Marsupiaux et les formes extrêmes des Euthériens on a proposé le terme de « nidicoles primitifs » et pour les formes typiques d'Euthériens nidicoles (*Crocidura* et une grande partie des rongeurs) le terme de « nidicoles évolués ».

Il semble que tous les représentants des *Soricinae* sont du type nidicole primitif, alors que tous les *Crocidurinae* sont du type nidicole évolué. Ceci est un argument en faveur de la division contestée des *Soricidae* en deux sous-familles. Chez les autres Euthériens seuls les *Talpidae* semblent posséder des formes nidicoles primitives. L'étude de l'ontogenèse de *Sorex* et *Neomys* prouve que l'état de développement à la naissance des Proto-Euthériens ressemblait à celui des Marsupiaux actuels. La famille des *Soricidae* est le seul cas connu qui permette l'étude des phénomènes qui accompagnent l'évolution du type nidicole primitif vers le type nidicole évolué.

Summary

This paper analyses ontogenetic features in the development of an archaic Eutherian group with special consideration to the correlation between the development rate, gestation period and morphological maturity at birth. As subjects of study the following representatives of the *Soricidae* were chosen:

Crocidura russula (White-toothed Shrew), *Sorex araneus* (Common Shrew) and *Neomys fodiens* (Water Shrew). The differences in gestation periods—for *Crocidura* 30 days, for *Sorex* and *Neomys* 20 days—presents the possibility of studying the phylogenetic problems in connection with these facts.

A description of the development makes it possible to date material of an unknown age. The comparison of the birth situation shows that *Crocidura*, which is characterised by a longer gestation period, is born in a more developed condition.

For the analysis of the development rate, some histogenetic processes were studied and the appearance of typical characteristics were determined. The absolute age is given in ontogenetic days (OT), the age in correlation to birth is given in postembryonic days (PT). Great attention was given to the transitory seals, which are an important characteristic of development. The transitory coalescense of the lips is developed in an extraordinary manner. In *Crocidura* this coalescence is severed on PT 6, in *Sorex* and *Neomys* on PT 11-12. The secondary coalescence of the toes is severed in *Crocidura* by OT 38, in *Sorex* by OT 37 and in *Neomys* by OT 39. The closure of the *Meatus acusticus externus*, formed by two folds of the auricle, is opened in every species on OT 38-39, the close of the eyelids on day 40. The synchronic opening of the transitory seals indicates a conformity of the development rate in these species. The tooth-eruption is immediately followed by the end of lactation. Thus independence is attained in *Sorex* on OT 46, in *Crocidura* on OT 47 and in *Neomys* on OT 48.

On the other hand, important heterochronics are found, which are certainly correlated with the different birth situation. The most important differences are found in the growth process. The growth of *Crocidura* is retarded in the phase of the prolonged embryonic development. Connected to this is the ossification, studied in the skeleton of the hand. The stage of ossification equal to that of a new-born *Crocidura* is attained by *Sorex* and *Neomys* 5 days earlier.

The correlation between duration of gestation and ontogenetic mode are the following: The form with the larger duration of gestation and the more evolved birth situation shows a remarkable retardation in growth and ossification speed. Other processes of development keep the primary rate of development such as the transitory seals. This correlation explains the fact that nidifugous mammals attain the moment of the opening of the eyes in relation to the ossification much earlier than nidicolous mammals.

The differences in birth situation demands a comparison with other mammals. The ossification of the hand at birth in *Sorex* and *Neomys* correspond exactly with that of *Didelphis (Marsupialia)*. *Crocidura* corresponds with the well-known situation of most nidicolous Eutherians such as *Mus* (Housemouse). The comparison of the skull-ossification shows that newborn *Sorex* and *Neomys* correspond to the Opossum of PT 8, *Crocidura* and *Mus* with the Opossum of

PT 30-40. For the extreme ontogenetic forms of Metha- and Eutheria we propose the term "primitive nidicolous type", for the typical Eutherian nidicolous forms the term "evolved nidicolous type".

So far as the known facts allow a judgement, all the *Soricinae* are of the primitive, all the *Crocidurinae* are of the evolved nidicolous type. Thus a new criterion is found that justifies the contested subfamilies of the *Soricidae*. A study of other Eutherians shows that primitive nidicolous types probably exist among the *Talpidae*. The ontogenetic features of *Sorex* and *Neomys* proves that the birth situation of the *Proto-Eutheria* was similar to that of the recent Marsupials. The family of the shrews is an actual model for the first step in evolution from the primitive to the evolved nidicolous forms.

LITERATUR

ANSELL, W. F. H. 1964. *Captivity behaviour and post-natal development of the shrew Crocidura bicolor*. Proc. Zool. Soc. London, 142.

ARNBÄCK-CHRISTIE-LINDE, A. 1912. *Der Bau der Soriciden und ihre Beziehungen zu andern Säugetieren, II. Teil*. Morph. Jb. 44: 261-296.

ARSDEL III, W. C. van and H. HILLEMANN. 1951. *The ossification of the middle and internal ear of the golden hamster (Cricetus auratus)*. Anat. Rec. 109: 673-689.

ASDELL, S. A. 1964. *Patterns of mammalian reproduction*. 2. edition, Comstock, New York.

BEER, G. R. de. 1929. *The development of the skull of the shrew*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 217: 411-480.

BENAZZI, M. 1933. *L'evoluzione di un carattere biologico nei Mammiferi: la viviparità*. Attualità zoologiche V, I. Suppl. Arch. zool. ital. V: 1-84.

BEYERLEIN, L., H. H. HILLEMANN, and W. C. van ARSDEL III. 1951. *Ossification and calcification from postnatal day eight to the adult condition in the golden hamster (Cricetus auratus)*. Anat. Rec. 111: 49-66.

BIEGER, W. 1941. *Handbuch der deutschen Jagd*. Parey, Berlin.

BLASIUS, J. H. 1857. *Fauna der Wirbelthiere Deutschlands und der angrenzenden Länder von Mitteleuropa*. Braunschweig.

BLOSSOM, P. M. 1932. *A pair of long-tailed shrews (Sorex cinereus cinereus) in captivity*. J. Mammal. 13: 136-143.

BLUNTSCHLI, H. 1937. *Die Frühentwicklung eines Centetinen (Hemicentetes semispinosus Cuv.)*. Rev. suisse Zool. 44: 270-282.

BOAS, J. E. V. 1934. *Äusseres Ohr*. In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II/2: 1433-1444. Berlin und Wien.

BRINK, F. H. van den, 1957. *Die Säugetiere Europas*. P. Parey, Hamburg und Berlin.

BUTTLER, G. 1953. *Ein Beitrag zur Sexualbiologie der Insectivoren unter besonderer Berücksichtigung der accessorischen Drüsen der Soriciden*. Diss. Braunschweig (Maschinenschrift).

CONAWAY, C. H. 1958. *Maintenance, reproduction and growth of the least shrew in captivity*. J. Mammal. 39: 58-64.

CROWCROFT, P. 1957. *The life of the shrew*. Reinhardt, London.

CURGY, J.-J. 1965. *Apparition et soudure des points d'ossification des membres chez les Mammifères.* Mém. Mus. nat. Hist. nat., Zool. 32: 173-308.

DEHNEL, A. 1949. *Studies on the genus Sorex L.* Ann. Univ. M. Curie-Sklod., Sect. C, 4: 17-102.

— 1951. *The biology of breeding of common shrew Sorex araneus L.* Ann. Univ. M. Curie-Sklod. Sect. C, 6: 359-376.

DIETERLEN, F. 1961. *Beiträge zur Biologie der Stachelmaus, Acomys cahirinus dimidiatus Cretschmar.* Z. Säugetierk. 26: 1-13.

— 1963. *Vergleichende Untersuchung zur Ontogenese von Stachelmaus (Acomys) und Wanderratte (Rattus norvegicus). Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren.* Z. Säugetierk. 28: 193-227.

— 1968. *Zur Kenntnis der Gattung Otomys (Otomyinae; Muridae; Rodentia). Beiträge zur Systematik, Ökologie und Biologie zentralafrikanischer Formen.* Z. Säugetierk. 33: 321-352.

DRYDEN, G. L. 1968. *Growth and development of Suncus murinus in captivity on Guam.* J. Mammal. 49: 51-62.

EISENTRAUT, M. 1956. *Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen.* G. Fischer, Jena.

ELLERMAN, J. R. and T. C. S. MORRISON-SCOTT. 1951. *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals.* 1758 to 1946. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

ERÖS, G. 1928. *Kalk- und Zellkernfärbung mittels alaunsaurem Fuchsin.* Zbl. Path. 42: 97-102.

FRANK, F. 1953. *Zur Biologie, insbesondere Paarungsbiologie der Feldspitzmaus (Crocidura leucodon).* Bonn. zool. Beitr. 4: 187-194.

— 1954. *Zur Jugendentwicklung der Feldspitzmaus.* Bonn. zool. Beitr. 5: 173-178.

GAFFREY, G. 1961. *Merkmale der wildlebenden Säugetiere Mitteleuropas.* Geest und Portig, Leipzig.

HAMILTON, W. J. 1929. *Breeding habits of the short-tailed shrew, Blarina brevicauda.* J. Mammal. 10: 125-134.

— 1944. *The biology of the little short-tailed shrew, Cryptotis parva.* J. Mammal. 25: 1-7.

HEDIGER. H. 1948. *Die Zucht des Feldhasen (Lepus europaeus Pallas) in Gefangenschaft.* Physiol. comp. Öcol. 1, 46-62.

HEIM de BALSAC, H. et F. BOURLIÈRE. 1955. *Ordre des Insectivores, Systématique.* Traité de Zoologie, Tome XVII: 1653-1712.

HENNEBERG, B. 1908. *Beiträge zur Entwicklung der Ohrmuschel.* Anat. Hefte 36: 108-188.

— 1937. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wanderratte (Rattus norvegicus Erxleben).* Normentafel zur Entwicklungsgechichte der Wirbeltiere, Heft 15. In: KEIBELS Normentafeln der Entwicklung. Jena. Heft 15: 1-162.

HENSON, W. 1961. *Some morphological and functional aspects of certain structures in the middle ear in bats and insectivores.* Kansas Univ. Sci. Bull. 42: 151-225.

HERTER, K. 1957. *Das Verhalten der Insektivoren.* Handbuch der Zoologie 8: 1-50. de Gruyter, Berlin.

HIBBARD, C. W. 1950. *Mammals of the Rexroad Formation from Fox Canyon, Kansas.* Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan 8: 113-192.

HOESCH, W. 1959. *Zur Jugendentwicklung der Macroscelididae.* Bonn. zool. Beitr. 10: 263-265.

JOHNSON, M. L. 1933. *The time and order of appearance of ossification centers in the albino mouse.* Am. J. Anat. 52: 241-271.

KAMPEN, P. N. van, 1905. *Die Tympanalgegend des Säugetierschädels.* Morph. Jb. 34: 321-722.

KINDAHL, M. 1959. *Some aspects of the tooth development in Soricidae.* Acta odont. Scand. 17: 203-237.

LADEWIG, P. 1944. *Eine histologische Übersichts- und Bindegewebsfärbung.* Schweiz. med. Wochenzschr. 74: 132-133.

LUTZ, J. E. 1964. *Natural history of the short-tailed shrews in southeastern Michigan.* Diss. Negative microfilm 64-12, 642, Univ. microfilm Inc., Ann Arbor, Michigan.

MANGOLD-WIRZ, K. 1966. *Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien.* Acta anat. 63: 449-508.

MARTIN, R. 1962. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese (Cavia cobaya Schreb. und Rattus norvegicus Erxleben).* Rev. suisse Zool. 69: 617-727.

MARTIN, R. D. 1968. *Reproduction and Ontogeny in tree-shrews (Tupaia belangeri), with reference to their general behaviour and taxonomic relationships.* Z. Tierpsych. 25: 409-491, 505-532.

MAZAK, V. 1962. *Zur Kenntnis der postnatalen Entwicklung der Rötelmaus, Clethrionomys glareolus Schreber. 1780.* Acta Zool. Soc. Bohemoslov. 26: 77-104.

MEESTER, J. A. J. 1960. *Shrews in captivity.* Afr. Wild Life 14: 57-60.

MOOR, E. 1933. *Die postembryonale Entwicklung von Talpa europaea L.* Vidensk. Meddelelser 94: 249-272.

— 1936. *Biologische Beobachtungen an Solenodon paradoxus Brandt in Gefangenschaft II.* Zool. Anz. 116: 177-188.

MÜLLER, F. 1967. *Zum Vergleich der Ontogenese von Didelphis virginiana und Mesocricetus auratus.* Rev. suisse Zool. 74: 607-613.

— 1968*a*. *Die transitorischen Verschlüsse in der postnatalen Entwicklung der Marsupialia.* Acta anat. 71: 581-624.

— 1968*b*. *Methodische Gesichtspunkte zum Studium der Evolution der Säuger-Ontogenesetypen.* Rev. suisse Zool. 75: 630-643.

— 1968*c*. *Zur Phylogenese des sekundären Kiefergelenkes.* Rev. suisse Zool. 75: 373-414.

— 1969. *Verhältnis von Körperentwicklung und Cerebralisation in Ontogenese und Phylogenese der Säuger.* Verh. naturf. Ges. Basel 80: 1-31.

MÜLLER, H. 1970. *Beiträge zur Biologie des Hermelins Mustela erminea Linné, 1758.* Säugetierk. Mitt. 18: 293-380.

NESSLINGER, C. L. 1956. *Ossification centers and skeletal development in the postnatal Virginia Opossum.* J. Mammal. 37: 382-394.

NOTINI, G. 1941. *Om Harens Biologi.* Svenska Jägerförbundet Meddelande 4.

OTT, J. 1968. *Nachweis natürlicher reproduktiver Isolation zwischen Sorex gemellus sp. n. und Sorex araneus Linnaeus 1758 in der Schweiz.* Rev. suisse Zool. 75: 53-75.

PARKER, W. K. 1885. *On the structure and development of the skull in the mammalia. Part III Insectivora.* Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 176: 121-275.

PETRI, C. 1935. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein. Zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Skelettentwicklung der Säuger.* Vjahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 80: 157-240.

PORTMANN, A. 1938. *Die Ontogenese der Säuger als Evolutionsproblem. I. Die Ausbildung der Keimblase. II. Zahl der Jungen, Tragzeit und Ausbildungsgrad der Jungen bei der Geburt.* Biomorphosis 1: 49-66, 109-126.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Med. Grundlagenforsch. 4: 1-62.

— 1965. *Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren*.Rev. suisse Zool. 72: 658-666.

— (im Druck). *La cérébralisation des Mammifères.* Traité de Zoologie XVI/4: 385-417.

PRECHTL, H. F. R. und W. SCHLEIDT. 1950. *Auslösende und steuernde Mechanismen des Saugaktes I. Mitteilung.* Z. vergl. Phys. 32: 257-262.

— 1951. *Auslösende und steuernde Mechanismen des Saugaktes. II. Mitteilung.* Z. vergl. Phys. 33: 53-62.

PRICE, M. 1953. *The reproductive cycle of the water shrew, Neomys fodiens bicolor Shaw.* Proc. zool. Soc. Lond. 123: 599-621.

PRUITT, W. 1957. *A survey of the mammalian family Soricidae (shrews).* Säugetierkundl. Mitt. 5: 18-27.

PUCEK, Z. 1958. *Untersuchungen über die Nestentwicklung und Thermoregulation bei einem Wurf von Sicista betulina Pallas.* Acta theriol. 2: 11-54.

— 1964. *Morphological changes in shrews kept in captivity.* Acta theriol. 8: 137-166.

REPENNING, C. H. 1967. *Subfamilies and genera of the Soricidae.* Geolog. Surv. Prof. Pap. 565: 1-74.

ROMEIS, B. 1968. *Mikroskopische Technik*, Oldenburgverlag, Wien.

ROUX, G. H. 1947. *The cranial development of certain Ethiopian „Insectivores" and its bearing on the mutual affinities of the group.* Acta zool. 28: 165-233.

SABAN, R. 1958. *Insectivores.* In: J. PIVETEAU. *Traité de Paléontologie*, VI: 822-909. Masson, Paris.

SALZMANN, R. C. 1963. *Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie von Meriones shawi (Mammalia, Rodentia)*, Rev. suisse Zool. 70: 343-452.

SCHULZ-WESTRUM, T. 1969. *Die Riesengleitflieger.* GRZIMEKS Tierleben. Kindlerverlag, Zürich.

STEFANIAK, W. und E. LANDOWSKA-PLAZEWSKA. 1969. *Die Entwicklung des Knochengerüstes der Extremitäten des Braunbären (Ursus arctos L.) im Anfangsstadium des Lebens ausserhalb des Mutterleibes.* Zool. Garten 37: 173-180.

STEPHAN, H. 1967. *Zur Entwicklung der Insektivoren nach Merkmalen des Gehirns und die Definition der „Basalen Insektivoren".* Zool. Anz. 179: 177-199.

STRASSEN, O. zur. 1912. BREHMS Tierleben, 10. Bd., Säugetiere, Bd. 1, 4. ed. Leipzig und Wien.

STRAUSS, F. 1958. *Erfahrungen mit einer Feldhasenzucht.* Rev. suisse Zool. 65: 434-441.

STONG, R. M. 1925. *The order, time and rate of ossification of the albino rat (Mus norvegicus albinus) skeleton.* Am. J. Anat. 36: 313-356.

TOLDT, K. 1910. *Über eine beachtenswerte Haarsorte und über das Haarformensystem der Säugetiere.* Ann. naturh. Mus. Wien 24: 195-268.

TUMARKIN, A. 1968. *Evolution of the auditory conducting appartus in terrestrial vertebrates.* In: Hearing mechanisms in vertebrates, pp 18-40. A Ciba Foundation Symposium. Churchill, London.

VÁSÁRHELYI, S. 1929. *Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise zweier Kleinsäuger.* Állatt. Közl. 26: 84-91.

VOGEL, P. 1970. *Biologische Beobachtungen an Etruskerspitzmäusen (Suncus etruscus Savi, 1832).* Z. Säugetierk. 35: 173-186.

VOGEL, P. 1972. *Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Gattungen Sorex, Neomys und Crocidura (Soricidae).* Verh. naturf. Ges. Basel 82, 165-192.

VÖLKER, O. 1922. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Ziesels (Spermophilus citellus).* In: KEIBELS Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Heft 13, Jena.

WAHLSTRÖM. A. *Beiträge zur Biologie von Crocidura leucodon (Herm.).* Z. Säugetierk. 4: 157-185.

WALKER, E. P. 1968. *Mammals of the world.* 2. edition. John Hopkins Press, Baltimore.

WEBER, M. 1928. *Die Säugetiere 2.*, 898 pp. Jena.

WEBER, R. 1949. *Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten.* Rev. suisse Zool. 57: 16-108.

WIRZ, K. 1950. *Zur qualitativen Bestimmung der Ranghöhe bei Säugetieren.* Acta anat. 9: 134-196.

— 1954. *Ontogenese und Cerebralisation bei Eutheria.* Acta anat. 20: 318-329.

ZIPPELIUS, H.-M. 1958. *Zur Jugendentwicklung der Waldspitzmaus, Sorex araneus.* Bonn. Zool. Beitr. 9: 120-129.

Tome 79, fasc. 4, nº 62: 1333-1379 — Février 1973

Der chemische Sinn der Nudibranchier *(Gastropoda Opisthobranchia)*

von

Luciano NAVONI

Mit 25 Abbildungen.

INHALT

I. EINLEITUNG

Bei wasserlebenden Tieren kann man nur dort von Geruchs- und Geschmackssinn reden, wo die entsprechenden Rezeptoren morphologisch auseinandergehalten werden können. Das ist bei Gastropoden bisher nicht möglich (KOHN, 1961). Man vereinigt deshalb beide Sinne unter dem Sammelbegriff „Chemischer Sinn", an dessen Vorhandensein bei den Nudibranchiern nach den Arbeiten von STEHOUVER (1952) über *Aeolidia papillosa*, BRAAMS und GEELEN (1953) über *Aeolidia papillosa* und *Cratena aurantia* und COOK (1962) über *Rostanga pulchra* nicht gezweifelt werden kann. Die Untersuchungen von GRABER, 1889; NAGEL, 1894; AREY, 1917, 1918; JORDAN, 1917; CROZIER und AREY, 1919; AGERSBORG, 1922; PAINE, 1963; COAN, 1964; FRINGS, 1965, ergeben, dass dieser Sinn als chemischer Kontaktsinn bei allen untersuchten Ordnungen nachzuweisen ist. Chemische Wahrnehmung auf Distanz scheint dagegen bei den Nudibranchiern viel stärker ausgeprägt zu sein als bei den Tectobranchiern und Notaspiden, wo sie nur schwach oder überhaupt nicht vorkommt.

Ungewissheit und Uneinigkeit herrschen nach den bisherigen Untersuchungen über Sitz und Gestalt der Chemorezeptoren. Die vorliegende Arbeit versucht diese Lokalisation für verschiedene Familien der Nudibranchia und damit die Frage nach der Bedeutung von Rhinophoren (dorsales Fühlerpaar) und Labialtentakeln (mundnahes Fühlerpaar) zu klären. Dazu war es zunächst notwendig, das Vorkommen des chemischen Sinnes bei den untersuchten Arten zu bestätigen und sein Zusammenspiel mit den anderen Sinnen zu prüfen. Zu diesem Zweck wurden Experimente mit Chemikalien, Nahrungsextrakten und mit natürlicher, lebender Nahrung sowohl im Still-wie im Strömungswasser durchgeführt (1. Teil). Zur Lokalisation der Chemorezeptoren dienten Amputationsversuche (2. Teil). Im histologischen 3. Teil wird schliesslich durch Beobachtung lebender Gewebe und histologischer Präparate der Feinbau zweier Rezeptorarten dargestellt.

In Systematik und Nomenklatur der Opisthobranchier folge ich PRUVOT-FOL (1954). Bei Literaturauszügen und Zitaten sind alle Art- und Gattungsnamen unverändert übernommen worden.

Die Untersuchungen wurden an der Stazione Zoologica in Neapel durchgeführt. Mein herzlichster Dank gilt meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Portmann für die Problemstellung und die wertvollen Anregungen. Ferner gilt mein Dank Fräulein Dr. L. Schmekel für die Anregungen und Diskussionen, Herrn Dr. D. Rungger für die sprachliche Überarbeitung und dem ganzen Personal der Stazione Zoologica Napoli für die stete grosse Hilfsbereitschaft.

Material (Angaben zur Methodik finden sich zu Beginn der einzelnen Kapitel):

Alle Tiere stammen aus dem Golf von Neapel. Sie wurden an der Stazione Zoologica di Napoli auf ihrer natürlichen Nahrung in Aquarien oder Boverischalen

gehalten und nach einer von Art zu Art variierenden Fastenperiode hungrig für die Experimente verwandt.[1]

Eudoridacea:	*Glossodoris valenciennesi* (CANTRAINE, 1835)
	Jorunna tomentosa (CUVIER, 1804)
	Peltodoris atromaculata (BERGH, 1880)
	Polycera quadrilineata (O. F. MÜLLER, 1776)
Dendronotacea:	*Tritonia manicata* (DESHAYES, 1839 53)
	Doto coronata (GMELIN, 1791)
	Doto floridicola (SIMROTH, 1888)
	Phyllirhoe bucephala (PÉRON und LESSEUR, 1810)
Aeolidacea:	*Cratena peregrina* (GMELIN, 1791)
	Favorinus branchialis (RATHKE, 1806)
	Flabellina affinis (GMELIN, 1791)
	Limenandra nodosa (HAEFELFINGER und STAMM, 1958)
	Spurilla neapolitana (delle CHIAJE, 1823)
Coerulea:	*Trinchesia foliata* (FORBES and GOODSIR, 1839)
	Trinchesia coerulea (MONTAGU, 1804)
	Trinchesia granosa (SCHMEKEL, 1965)
	Capellinia exigua (ALDER und HANCOCK, 1848)
	Coryphella pedata (MONTAGU, 1815)

II. NAHRUNG UND FRESSVERHALTEN

Um physiologische Versuche mit adäquaten chemischen Reizen durchführen zu können, ist es unbedingt notwendig, die Nahrung der untersuchten Opisthobranchier zu kennen. Angaben in älteren Opisthobranchier-Arbeiten erweisen sich oft als falsch, weil als Futter die Alge oder das Tier angegeben wird, worauf die Schnecke gefunden wurde. Nur die direkte Beobachtung des Fressaktes kann zur sicheren Nahrungsbestimmung dienen. Neueste Arbeiten (HAEFELFINGER, 1962; THOMPSON, 1964; SCHMEKEL, 1966) vermitteln solche sichere Angaben. Trotzdem ist die Nahrung nur bei sehr wenigen Arten bekannt, da viele Opisthobranchier Nahrungsspezialisten sind. Erschwerend ist weiter der Umstand, dass die meisten

[1] Die Veröffentlichung von H. Wolter (1967) *Biologie und Sinnesphysiologie einiger Nudibranchier* ist mir erst kurz vor der Publikation dieser Arbeit und nach der Promotion bekannt geworden. Wolters Resultate stimmen weitgehend mit den meinen überein. Trotz dieser Übereinstimmung der Endergebnisse scheint mir die ungekürzte Publikation meiner Experimente und Befunde nützlich, weil sie mit anderer Methodik an überwiegend anderen Arten gewonnen wurden.

Nudibranchier sehr lange Zeit, manchmal wochenlang, fasten können, auch wenn sie auf ihrer sonst bevorzugten Nahrung sitzen. Ebenso wichtig wie die Kenntnis des bevorzugten Futters ist das Verhalten, das die Schnecke gegenüber der Beute zeigt, da dieses hilft, in künstlichen Futterangeboten das bevorzugte Futter zu erkennen. Für die zu Experimenten verwendeten Arten konnte ich in Bezug auf Verhalten und Nahrung folgendes feststellen:

Polycera quadrilineata ist auf Bryozoen angewiesen (*Bowerbankia gracilis* Leidy, *Bugula avicularia* L.). Ich konnte beobachten, wie ein Bugulazweig mit der Radula gesägt, ausgesaugt und am Schluss mit ausgestülptem Mund entzweigebrochen wurde. Von THOMPSON (1964) werden auch die Bryozoen *Callopora dumerili*, *Schizoporella unicornis*, *Electra pilosa* und *Membranipora membranacea* als Nahrung angegeben. *Limenandra nodosa* kann nur mit einer sehr kleinen Actinienart gefüttert werden. Sie wurde als *Bunodeopsis strumosa* (ANDRES, 1880) bestimmt (Dr. Hajo Schmidt; mündliche Mitteilung).

Spurilla neapolitana ist nicht wählerisch. Normalerweise frisst sie kleine Exemplare von *Aiptasia diaphana* Rapp, aber auch andere kleine Actinienarten. Bei der ersten Kontaktnahme ist das Tier sehr vorsichtig. Meistens wird die Beute zuerst von den nach vorn gestreckten Fühlern berührt; dabei bleiben diese für Bruchteile von Sekunden am Tentakel oder anderen Körperteilen der Actinie kleben, worauf sich beide Partner schlagartig zurückziehen. Je nach Gefährlichkeit und Grösse der Actinie und je nach Hunger der Schnecke folgt kurz darauf der Angriff mehr oder weniger heftig. Mit stark vorgeschobenem Kopfe und ausgestülpter innerer Mundpartie naht sich die Schnecke von neuem, wobei die Rhinophoren extrem kontrahiert werden, sodass sie als kleine Knöpfe auf dem Kopfe sitzen. Stark hungrige Tiere stürzen sich auf die Beute, sofern sie nicht zu gefährlich ist, und beginnen sofort zu fressen. Andere Tiere ziehen sich manchmal noch einige Male zurück. Wenn sie von Tentakeln irgendwo am Körper berührt werden, so wird nach dem Rückzug der Mund an die Stelle geschoben, wo die Berührung stattfand. Meist werden die Tentakel vollständig abgefressen, während vom Fuss je nach Grösse der beiden Tiere mehr oder weniger übrig bleibt. Hingegen wird keine Stelle zum Ansaugen bevorzugt. Die Reaktion der Actinie besteht aus starken, raschen Kontraktionen, die in den Angriffspausen langsamer und wellenförmig werden. Erst einige Zeit nach dem Festsaugen werden die Acontien ausgeworfen; ein Tier entleerte auch den Magen. Später lösen sich die Actinien vom Grunde ab und versuchen sich zu entfernen. Ist die Actinie gleich gross oder grösser als die Schnecke, so kann es auch vorkommen, dass sie die Schnecke frisst. Das ist aber selten der Fall, da nur Schnecken, die am Verhungern sind, sich an überlegene Actinien wagen. Nur die innere Mundpartie scheint gegen die Nesselwirkung immun zu sein, während die äusseren Epithelien sehr empfindlich sind. Vor allem die Fühler und Rhinophoren, die exponiert liegen, werden manchmal so stark verletzt, dass sie teilweise oder ganz verloren gehen. Eine Spurilla mit

solchen Verletzungen verhält sich bis zur Regeneration der verlorenen Teile, die meist rasch erfolgt, Actinien gegenüber äusserst vorsichtig oder passiv.

Wie *Spurilla* ernährt sich auch *Limenandra nodosa* von Actinien, nimmt aber nur die sehr kleine *Bunodeopsis strumosa* an. Auch winzige *Aiptasia diaphana*, die in der Grösse *Bunodeopsis* entsprechen, wie auch *Anemonia contarini*, die allerdings meist grösser als Bunodeopsis ist, werden abgelehnt, sodass diese Spezialisierung auch andern Faktoren als der Grösse der Beute zuzuschreiben ist. Das Angriffsverhalten entspricht im grossen ganzen dem von *Spurilla*. Dazu kommt noch eine typische Abwehrreaktion auf Berührung von *Bunodeopsis* an Fühlern oder Rhinophoren. Die ersten zwei Kolbenreihen werden ausgespreizt und mit der Spitze nach vorne gegen die Beute gerichtet. Manchmal zittern die Kolben dabei für kurze Zeit heftig und schnell. Blindversuche mit einem sauberen Pinsel lösen nie dieses Abwehr-, sondern nur Fluchtverhalten aus. Mit einem Pinsel, an dem *Bunodeopsis* oder deren Tentakeln kleben, kann man *Limenandra* in beliebige Richtung locken. Allerdings muss der Pinsel immer wieder bis knapp vor die Fühler der Schnecke gebracht werden, vor allem, wenn diese zögert. Da eine Lokalisation der Beute mit den Augen auszuschliessen ist, deutet diese Folgereaktion deutlich auf Chemorezeption auf Distanz hin.

Cratena peregrina lebt auf *Eudendrium* und frisst dessen Polypen. *Cratena* ist sehr lebhaft und aktiver als *Flabellina affinis* und *Coryphella pedata*, die ebenfalls Eudendrium fressen. *Cratena* in Fresstimmung zeigt Aufbäumbewegungen der vorderen Körperpartie. Auf Nahrungssuche pendelt sie mit dem Kopf, während sie sich mit den weit schwingenden Fühlern orientiert. Bei diesen Schwingbewegungen kann sie *Eudendrium*-Polypen mehr oder weniger zufällig berühren, doch genügt eine einmalige Berührung nicht, um das Futter zu lokalisieren. Erst wenn die Fühler, mit denen die Kontaktnahme meistens erfolgt, zum zweitenmal oder wiederholt auf denselben Polypen schlagen, wird der Kopf gedreht und das Tier kriecht auf die Beute zu. Dadurch nehmen die Fühler beim Schlagen immer weiter basalwärts Kontakt, bis die Mundpartie den Polypen berührt. Verliert die Schnecke bei diesem Vorgang den anvisierten Polypen wieder, so wird das allgemeine Suchverhalten wieder von vorne aufgenommen. Beim Fressen wird der Hydranth des Polypen oberhalb des Periderms abgetrennt. Manchmal findet *Cratena* ihre Nahrung, indem sie mit dem Munde an den Ästen entlang kriecht, bis sie von unten an die Köpfe gelangt. Stösst sie dabei auf Gonangien, so werden diese nicht gefressen. Auch die Fühler reagieren bei Berührung derselben nicht. Berührt das Tier Polypen mit anderen Körperteilen als den Fühlern oder der Mundpartie, so erfolgt keine Reaktion. Nur wenn es sich um die Rhinophoren oder Kolben handelt, kontrahieren sich diese leicht. Wenn *Cratena* nicht hungrig ist, frisst sie auch nicht, wenn Nahrung direkt zum Munde gebracht wird. In Versuchen, in denen die Rhinophoren mit einem Pinsel gereizt werden, genügt eine einmalige Berührung nicht, um Suchbewegungen auszulösen.

Bei wiederholter Berührung hingegen führt die Schnecke solche Bewegungen am Ort aus, indem sie den Kopf nach allen Richtungen ausstreckt. Dies stimmt mit den Beobachtungen auf *Eudendrium* überein.

Favorinus branchialis ernährt sich von Eiern aus dem Gelege anderer Nudibranchierarten. Bei Ernährung von *Favorinus* mit unterschiedlich gefärbten, aus zwei verschiedenen Gelegen stammenden Eiern konnte die schon bekannte Farbänderung der Kolben (Haefelfinger, 1962) wieder beobachtet werden, welche bei kleinen Exemplaren schon nach vier Tagen auftritt. Junge Tiere, die nicht imstande sind, ganze Eier zu schlucken, saugen den Inhalt heraus und lassen die Eihülle leer zurück. Zwei Exemplare von *Favorinus* frassen die eigenen Eier, obwohl sich ein fremdes Gelege *(Haminea hydatis)* in der Schale befand.

III. PHYSIOLOGISCHE VERSUCHE

1. Vorversuche mit Chemikalien

In früheren Arbeiten waren Versuche mit Chemikalien bei jeder experimentellen Untersuchung des chemischen Sinnes üblich. Heute ist man im allgemeinen gegenüber der Zweckmässigkeit solcher Methoden sehr skeptisch oder völlig negativ eingestellt. Das trifft ohne weiteres zu für die wahllose Anwendung chemischer Substanzen. Versuche mit Säuren, Basen oder Alkoholen sind tatsächlich als wertlos zu verwerfen. Die vorsichtige Anwendung sorgsam ausgewählter Chemikalien scheint mir dagegen von einer gewissen Hilfe zu sein. Sie trägt oft zu besserem Verständnis der Versuche mit adäquatem Reiz bei. Ich benutzte sie daher als Vorversuche und wählte dazu Testlösungen von Glykogen, Maltose, Stärke, Skatol, Cumarin, Chininbichlorhydrat und Chininsulfat, ausserdem Süsswasser.

Die Lösungen wurden mit einer feinen Pipette nahe an die wichtigsten Körperpartien, vor allem des Kopfes, gebracht. Temperaturschwankungen wurden möglichst vermieden. Als Kontrolle dienten Versuche mit reinem Seewasser.

Manchmal wurde zur besseren Beobachtung Karmin zugesetzt. In Kontrollversuchen wurde festgestellt, dass feine Karminpartikel taktil stark empfindliche Körperpartien, wie z.B. das distale Endknöpfchen am Rhinophor, reizen. Die Reaktion ist aber deutlich von Antworten auf Cumarin zu unterscheiden. Der taktil gereizte Rhinophor zieht sich rasch zurück, streckt sich aber sofort wieder, während im anderen Falle die Kontraktion länger andauert und von der Konzentration des Duftstoffes abhängig ist.

a. *Glykogen, Maltose, Stärke.*

Aus zahlreichen Lösungen, die HENSCHEL (1932) für *Nassa reticulata* (Prosobranchia) verwendete, wählte ich die folgenden, weil sie, in Seewasser gelöst, keine pH-Verschiebungen verursachen:

Glycogen:	filtrierte	0,25 %	Lösung in Seewasser.
Maltose:	„	2,0 %	„ „ „
Lösliche Stärke:	„	1,0 %	„ „ „

Gereizt wurden die Opisthobranchier *Peltodoris atromaculata, Glossodoris luteorosea, Favorinus branchialis* und *Trinchesia foliata.* Keine der verwendeten Opisthobranchierarten reagierte auf die drei Substanzen. Dies steht im Gegensatz zu den Resultaten HENSCHELS, welcher bei *Nassa reticulata* eine Wahrnehmung feststellen konnte.

b. *Skatol.*

Skatol ist eine sehr stark und für uns unangenehm riechende Substanz (fäcaler Geruch). 50 mg Skatol werden in 100 ml warmen Seewasser gelöst, was eine gesättigte Lösung ergibt, die beim Erkalten Kristalle ausscheidet, welche abfiltriert werden. pH-Messungen im Beckmann ergeben gleiche Werte wie die des Seewassers, nämlich 8,0.

Jorunna tomentosa reagiert auf Skatol, das ca. 5 mm vom vorderen Mantelrand entfernt ausgespritzt wurde, sehr stark. Der vordere Teil des Mantelrandes löst sich vom Boden und beschreibt Wellenbewegungen. Dann flieht das Tier von der Pipette weg. Rhinophoren und Kiemen bleiben aber ausgestreckt. Wird mehrmals kurz hintereinander Skatol zugegeben, so löst sich *Jorunna* ganz vom Boden ab und krümmt den Fuss ein. Bei erhöhter Konzentration von Skatol, die sich ergibt, wenn mehrere Versuche ohne Wasserwechsel durchgeführt werden, nimmt die Reaktion allmählich ab.

Junge *Polycera quadrilineata* sind sehr empfindlich auf Skatol. Sie fliehen zuerst so rasch als möglich und werden bei stärkerer Konzentration von Krämpfen befallen, bei denen sie sich vom Boden lösen. Dann bleiben sie unbeweglich auf der Seite liegen, bis die Konzentration wieder abnimmt. Ebenso reagiert *Trinchesia foliata*; auch *Doto floridicola* und *Doto coronata* zeigen eine ähnliche Schreckreaktion. Bei beiden *Doto*-Arten werden die Rhinophoren dabei in die Scheide zurückgezogen, was bei Blindversuchen auch bei starkem Wasserstrom nie vorkommt.

Alle getesteten Arten zeigen bei Skatolgaben also Schreckreaktionen.

c. *Cumarin und Chinin.*

Bei den Gastropoden liegt, wie schon erwähnt, eine Trennung der beiden Sinnesqualitäten Geruch und Geschmack nicht vor, wenigstens soweit wir heute wissen. Ich fand es trotzdem wünschenswert, die Reaktionen der Schnecken auf zwei typische Duft- und Geschmacksstoffe zu beobachten, in der Hoffnung, ein abweichendes Verhalten könnte doch einen unterschiedlichen Wahrnehmungsmodes verraten. Diese zwei typischen Duft- und Geschmacksstoffe, Cumarin und Chininsulfat, rufen keine pH-Änderung des Seewassers hervor. Ebenso wirken sie schon in sehr schwachen Konzentrationen und bieten deshalb optimale Versuchsverhältnisse, um der Frage eines möglichen Verhaltensunterschiedes nachzugehen. Beide Substanzen riefen in den angewandten niedrigen Konzentrationen keine negativen Wirkungen hervor. Um mögliche Temperatursensibilität auszuschalten, wurden die Lösungen auf die gleiche Temperatur wie das Beckenwasser gebracht, obwohl in einem Kontrollversuch Seewasser von 26° C, das Schnecken in Wasser von 18° C zugesetzt wurde, keine Reaktion hervorrief.

Cumarin.

Cumarin wurde in folgenden Konzentrationen angewendet:

Konzentr. No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Verdünnungsreihe	*	$^1/_2$	$^1/_4$	$^1/_8$	$^1/_{16}$	$^1/_{32}$	$^1/_{64}$	$^1/_{128}$	$^1/_{256}$	$^1/_{512}$	$^1/_{1024}$

* Ausgangslösung gesättigt bei 21° C und mit pH 8

Vor eine kriechende *Spurilla neapolitana* wurde eine Cumarin-Karminlösung gespritzt. Es bildete sich eine deutlich sichtbare rosarote Wolke. Sobald das Tier mit den Fühlern oder mit dem Kopf in diese Wolke stösst, schreckt es zurück. Auch wenn einzelne Rhinophoren, Fühler oder die Mundpartie mit der Lösung bespritzt werden, ballt sich das Tier zusammen, bäumt sich dann auf und ergreift die Flucht. Weniger empfindlich sind die Lateralpartie des Fusses, die Kolben und die Schwanzspitze. Bei deren Reizung erfolgt lediglich eine lokale Kontraktion. Wird die Schwanzspitze von einem feinen Strahl getroffen, so wird sie hochgeworfen und zurückgezogen, während das Tier die Kriechgeschwindigkeit beschleunigt. Die Fusssohle scheint die am wenigsten empfindliche Körperstelle zu sein.

Da die Konzentration 1 eine viel zu starke Schreckreaktion hervorrief, wurden schwächere Lösungen verwendet. Die Konzentration 11, die ungefähr 1000 Mal schwächer ist als 1, wird am Kopf und an den Rückenkolben noch wahrgenommen. Die Reaktion bleibt auf das gereizte Gebiet lokalisiert und tritt schon ein, wenn die Lösungswolke erst die Kolben berührt und noch nicht am Rücken angelangt ist. Blindproben mit Seewasser-Karmin waren negativ.

Bei *Cratena peregrina* und *Flabellina affinis* sind die Reaktionen ähnlich wie die

von *Spurilla*. Dies trifft auch für Antworten auf taktile Reize zu. *Cratena* reagiert auf die Konzentration 5, wo sie auch an den Körper gelangt, mit Schreckreaktion, während die Konzentration 8 nur noch am Kopfe wahrgenommen wird und dann auch Schreckreaktion auslöst. Einzelne gereizte Cerata werden zuerst hin und her geworfen und dann so auf den Rücken gebogen, dass die links und rechts liegenden einander überkreuzen. Dann erfolgt die Flucht.

Bei *Flabellina* sind die Reaktionen viel langsamer und schwächer, auch wenn stärkere Konzentrationen als bei *Cratena* angewendet werden. Eine Cerata-behandlung mit Konz. 5 erzielt z.B. nur bei der ersten Bespritzung eine eindeutige Kontraktion der Rückenkolben. *Cratena* ist aber im allgemeinen in ihrer Lebensweise viel lebhafter und unruhiger als *Flabellina affinis*, was schon an ihren Kopf- und Fühlerbewegungen sichtbar ist.

Glossodoris valenciennesi zeigt bei Reizung der Kopfpartie und der Kiemen mit Konzentration 1 Schreckreaktionen mit starker Kontraktion. Werden Rumpf und Mantelrand in Körpermitte gereizt, so treten lokale Kontraktionen auf. Diese Reaktionen sind viel langsamer als bei *Spurilla*, und auch wenn viel Cumarin zugegeben wird, zieht sich die Schnecke erst nach einer Latenzzeit von einigen Sekunden zu einem Klumpen zusammen. Einzig die Kiemen und Rhinophoren zeigen sowohl bei chemischen wie taktilen Reizen eine blitzartige Retraktion. Die beiden Organe ziehen sich unabhängig voneinander zurück. Es kann vorkommen, dass die Rhinophoren infolge eines Reizes verschwinden, während gleichzeitig die Kiemen wieder ausgestossen werden.

Peltodoris atromaculata antwortet zuerst auf Konzentration 4, gewöhnt sich aber anscheinend schon bald an den Duftstoff und reagiert bald nur noch auf die gesättigte Lösung (Konzentr. 1), auch wenn das Wasser der Schale ausgewechselt wird.

Sehr empfindlich sind die Rhinophoren, der vordere Mantelrand, die Mundpartie und Mundfühler, weniger die Kiemen, der übrige Mantelrand und die untere Partie des Mantels. Körperseiten, Fussohle und Rücken antworten kaum. Die Rhinophoren reagieren am Anfang unabhängig voneinander, wenn sie einzeln gereizt werden. Nach wiederholten Versuchen ziehen sich beide zurück, auch wenn nur einer gereizt wird. Diese Parallelreaktion erfolgt ungefähr eine halbe Sekunde später und ist nicht so stark wie beim gereizten Rhinophor.

Die Empfindlichkeit der Rhinophoren und Kiemen auf taktile Reize ist wie allgemein bei Doridiern sehr stark. Schwaches Klopfen am Tisch, worauf sich die Schale mit den Schnecken befindet, genügt, um ein rasches Zurückziehen dieser Organe zu bewirken. Da auch kleinste Karminpartikel die Rhinophoren zu reizen vermögen, arbeitete ich bei diesen Tieren mit ungefärbten Lösungen.

Bei *Polycera quadrilineata* ergab karmingefärbte Cumarinlösung in der Verdünnung 4 die stärkste Reaktion an der Mundpartie und an den Fühlern. Rhinophoren und Kiemen sind weniger empfindlich. Mit Abstand folgen dann

Schwanz und Körperseiten und weiter Rücken und Fussohle. Die zwei symmetrischen Kolben neben der Kieme zeigen eine Empfindlichkeit, die ungefähr derjenigen der Kiemen und Rhinophoren entspricht. Beide sind nicht retraktil, sondern nur kontraktil. Der wie bei *Glossodoris valenciennesi* durchgeführte Versuch zum Nachweis der Asynchronie zwischen Kiemen und Kopfpartie war deshalb nicht kontrollierbar. Die Versuche an der Fussohle wurden an Tieren gemacht, die an einem gespannten Nylonnetz hingen und diesem entlangkrochen.

Chininsulfat und Chininbichlorhydrat.

Vom Chininsulfat, das in Wasser gut löslich ist, wurde ebenfalls eine Verdünnungsreihe vorbereitet. Als Ausgangskonzentration diente eine filtrierte Lösung von 250 mg Chininsulfat in 1 Liter Seewasser, die einen pH 8 aufwies.

Spurilla neapolitana. Am empfindlichsten sind Rhinophoren und Fühlerspitze, wobei beim Rhinophor eine Kontraktion von mindestens 2 Sekunden Dauer, beim Fühler eine Biegung nach hinten, eine schwache Kontraktion oder ein rasches Hin- und Herschlagen als positive Reaktion gewertet wurde. Die Kopfpartie ist sicher schon auf Verdünnung 7 empfindlich. Ich erhielt eindeutige Antwort bei zehn von den elf verwendeten Exemplaren. Diese Konzentration wie auch die stärkere No. 5 waren dagegen auf Kolben, Rücken und Schwanz unwirksam. Erst die Lösung 3 bewirkte bei allen Tieren Fluchtreaktion, wenn sie am Schwanz, und Kolbenkontraktion, wenn auf die Kolben gespritzt wurde. Auch der Fussrand reagiert auf diese Konzentration mit rasch ondulierenden Bewegungen. An den Rhinophoren versuchte ich die untere Reizschwelle festzustellen. Die Verdünnung 11 (0,2 mg/L) wird von einzelnen Tieren noch eindeutig wahrgenommen, bei No. 12 erhielt ich nirgends eindeutige Reaktion. Die Tatsache, dass an diesen untersten Empfindlichkeitsgrenzen einige Tiere noch deutlich, andere nicht mehr reagieren, zeigt, dass die Reizschwelle von der Stimmung der Tiere abhängt (siehe auch Wrede, 1929).

Bei *Spurilla neapolitana* führte ich ausserdem Versuche mit Chininbichlorhydrat (0,1 %) und $MgCl_2$ (7 % in aqua dest.) durch. Beide Lösungen sind sauer (pH 6). Werden sie an den Kopf der Schnecke gebracht, so bewirken sie starke Schreckreaktion, Chinin noch heftiger als $MgCl_2$. Die Reaktionen auf saure Lösungen sind von denen auf Geschmacks- und Duftstoffe also nicht zu unterscheiden. Mit Na_2CO_3 auf pH 8 gebrachte Lösungen haben eine andere Wirkung. Chininbichlorhydrat bewirkt noch heftige Kontraktionen, aber $MgCl_2$ wirkt nicht mehr abschreckend, sondern schwach anziehend. Das Tier führt Suchbewegungen aus und kehrt immer wieder an den Ort zurück, wo die Lösung zugegeben wurde. Neutralisiertes Chininbichlorhydrat wirkt in diesem Fall also fast sicher wegen seines bitteren Geschmackstoffes, da die Hypertonie des Seewassers durch Zufügen von Chininbichlorhydrat kaum eine Wirkung haben kann.

Peltodoris atromaculata. An mehreren Exemplaren wurden Versuche mit Chininsulfat durchgeführt, die zusammengefasst die folgenden Resultate ergaben:

Verdünnung 4: bewirkt nirgends eine eindeutige Antwort.
Verdünnung 3: zeigt Reaktion an den Rhinophoren, Mundpartie und Mundfühlern.
Verdünnung 2: ruft Kontraktion der Kopfregion (wie bei Konzentr. 3) sowie am vorderen Mantelrand hervor. Negativ sind die Kiemen und nicht eindeutig die übrigen Körperregionen.
Verdünnung 1: Zu den früheren Körperzonen kommen noch die Kiemen, der Mantelrand und der Fussrand. Die Reaktion ist hier aber überall ausgesprochen schwach. Keine Antwort am Rücken.

Durch Bespritzen der Mundpartie können verhältnismässig leicht Richtungsänderungen hervorgerufen werden. Die Wirkung des Chinins zeigt sich am Fussrand dadurch, dass sich die getroffene Stelle zuerst einbuchtet und später vom Boden abhebt. Wird reines Seewasser gespritzt, so bewirkt das stets nur Einbuchtung des Fussrandes. Die Asynchronie bei Reizung zwischen Kiemen und Rhinophoren oder zwischen linkem und rechtem Rhinophor, wie sie schon bei *Glossodoris valenciennesi* beobachtet wurde (Seite 1341), ist auch bei *Peltodoris* vorhanden. Das gilt sowohl für chemische wie taktile Reizung, aber nur wenn diese nicht sehr stark sind. Starke Reaktionen greifen auch auf nicht direkt gereizte Körperregionen über. Wie beim Cumarin bewirken auch hier Tast- resp. chemische Reize in Art und Dauer verschiedene Reaktionen (Seite 1340).

Glossodoris valenciennesi. Angewendet wurden die Verdünnungen 4 und 5 der üblichen Chininreihe. Am empfindlichsten sind Mundrand, Mundlappen, Mantelrand der vorderen Kopfpartie, Rhinophoren und die Kiemen, welche alle auf Konzentration 5 reagieren. Auf Konzentration 4 antworten zusätzlich noch der Fussrand und weiter, aber sehr sehr schwach der Mantelrand, die Körperseiten und der Rücken. Keine eindeutigen Resultate zeigt die Fussohle, weil deren Reaktion immer von der des empfindlicheren Fussrandes überdeckt wird. Bei Reizung des Fusses oder des Fussrandes fügen sich die seitlichen Fussränder zusammen, wodurch sich die Fussohle geschützt im Inneren befindet. Durch Reizung des Kopfes wird Richtungsänderung hervorgerufen, nicht aber mit Reizen der Körpermitte.

Polycera quadrilineata spricht auf Chinisulfat schlecht an.

Konzentration 4: Nirgends eine Reaktion.
Konzentration 3: Auch keine eindeutige Reaktion.
Konzentration 2: Schwache Empfindlichkeit an den Rhinophoren und an der Mundpartie feststellbar. Eine Kontraktion der Rhinophoren ist

aber sehr selten. Meistens kontrahiert sich der ganze Kopf und weicht dadurch zurück.
Konzentration 1: Keine stärkere Antwort als bei Konzentration 2.

d. *Süsswasser.*

Bei Versuchen mit Süsswasser zeigten sowohl *Glossodoris valenciennesi* wie auch *Cratena peregrina* keine Reaktion auf kleine Dosen. Erst auf grosse Quantitäten von Süsswasser antworteten die Tiere mit Flucht. Die Empfindlichkeit scheint am ganzen Körper gleich gross zu sein. Es ist aber schwierig, mit einer grossen Dosis nur beschränkte Körperpartien zu treffen. Es ist anzunehmen, dass nicht Chemorezeptoren die Reaktion auslösen, sondern das Gefälle im osmotischen Druck wie eventuell auch taktile Faktoren.

2. Vorversuche mit Licht.

In natürlichem Milieu sind Nudibranchier nicht nur chemischen Reizen, sondern auch Lichteinflüssen ausgesetzt. Unter gewissen Umständen werden daher die Wirkungen beider Reize miteinander interferieren. Deshalb war es unentbehrlich für die Beurteilung des chemischen Sinnes, auch die Lichteinflüsse (Phototaxis und Photomenotaxis) näher zu betrachten.

Zur Menotaxis wurden mit parallelstrahligem Licht Versuche gemäss den Angaben von Fraenkel (1927) durchgeführt, wobei zwei Lichtquellen von 60 W einander gegenüber standen und abwechslungsweise eingeschaltet wurden.

Aegires punctilucens: Beobachtet wurde nur negativ phototaktisches Verhalten. Gegenüber zwei verschieden starken Lichtquellen, die gegeneinanderstanden, krochen die Tiere zum schwächeren Licht hin. Waren die beiden Lampen gleich stark, dann nahmen die Tiere die Resultante, d.h. einen Winkel von 90° ein.

Einen deutlichen Hinweis, dass Phototaxis das Verhalten der Schnecken bei chemotaxischen Versuchen sehr stark beeinflussen kann und dass deshalb sorgfältig auf die Ausschaltung jeglichen Lichteinflusses geachtet werden muss, erhielt ich bei einem der später durchgeführten Strömungsversuche an *Flabellina affinis*. Es war zunächst unerklärlich, dass sich die aktiven Tiere (7 von 9) am Schluss der im Dunkel und in einem T-Rohr (Abb. 1) durchgeführten Köderversuche immer zusammen befanden, aber einmal im positiven, einmal im negativen Abteil und das dritte Mal im Startrohr. Ich stellte fest, dass die Lichtabdichtung nicht vollständig war und jedesmal ein kleiner Strahl die betreffenden Abschnitte traf. Kontrollversuche bestätigten diese Feststellung, indem sich die 7 aktiven Tiere jedesmal im hellen Rohrteil versammelten, ohne auf die Beute zu achten. Es war sogar möglich, die Tiere mit Licht vom Futter wegzuholen. 2 Tiere verhielten sich sowohl photo- wie chemotaktisch passiv. Die Reaktionsdauer zwischen Lichtwechsel und Ankunft der Tiere am neuen hellen Ort ist kurz

(¼—½ Stunde). Die meisten Tiere hängen sich mit dem Rücken nach unten ins Licht, wenden also die Fussohle der Lichtquelle zu.

Favorinus branchialis: Der Einstellungswinkel schwankte sehr stark, blieb aber immer stumpf. Bei zwei Tieren wurden Winkel zwischen 140° links und 140° rechts beobachtet, bei einem dritten Exemplar zwischen 180° und 140° rechts.

Tritonia manicata: Das Tier war träge, und der Orientierungswinkel schwankte stark. Festgestellt wurden nacheinander fünf Winkel zwischen 80° und 45° rechts, dann dreimal 90° links und später 45° links.

3. Vorversuche mit Nahrungsextrakten.

Entsprechend der Hauptaufgabe, die ich mir gestellt hatte, wurden Versuche mit adäquaten Reizen, nämlich mit Futterextrakten durchgeführt. Dabei zeigte sich, dass Futterextrakte oft keine echten adäquaten Reize bewirken, da manchmal noch unbekannte Faktoren die anziehende Wirkung mit Schreckreaktionen überdecken. Um ein natürliches Such- und Fressverhalten zu beobachten, sind deshalb Futterextrakte völlig ungeeignet. Als echten adäquaten Reiz darf man also nur die Reizwirkung, die von einem lebenden Futtertier ausgeht, bezeichnen. Angaben über die Konzentration der Lösungen sind hier nicht möglich, wenn aber verschiedene Verdünnungen angewendet wurden, waren die Reaktionen einigermassen der Konzentrationsstärke proportional. Als Kontrollen wurden Blindversuche mit Meerwasser durchgeführt.

Spurilla neapolitana: Ich bereitete Extrakte aus *Anemonia contarini* Heller dreimal unabhängig voneinander und aus verschieden grossen Actinien zu. Die grösste hatte einen Durchmesser von ungefähr 7 mm und wurde in 20 cm^3 Seewasser zerquetscht und filtriert. Das Filtrat ist schwach trüb und weisslich in der Farbe. Die beiden anderen Extrakte wurden mit kleineren *Anemonia contarini* hergestellt, um eine schwächere Konzentration zu erhalten.

An die Rhinophoren gespritzt, ruft der Extrakt starke Kontraktionen hervor, bei den Fühlern ebenso, aber bei weitem nicht so heftig und rasch. Mit zwei- oder mehrmaliger Reizung dieser beiden Organe kann man Mundausstülpung hervorrufen. Ausgesprochen stark ist die Mundausstülpung beim Ausspritzen der Flüssigkeit direkt vor dem Mund. Das Tier zeigt dann eine allgemeine Aufregung und führt Suchbewegungen aus, welche erst ungefähr fünf Minuten nach der Reizung aufhören. Keine Reaktion konnte ausgelöst werden, wenn der Extrakt auf dem Rücken oder am Schwanz ausgespritzt wurde.

Selbst die spezifische Beute in Form eines Extraktes bewirkt also neben den Suchbewegungen auch Schreckreaktionen. Diese werden sehr wahrscheinlich durch eine vom Inhalt der zerquetschten Nahrung hervorgerufenen pH-Verschiebung in der Lösung verursacht.

Limenandra nodosa: Sie ernährt sich von einer kleinen Aktinie, *Bunodeopsis*

strumosa Andres. Ich wollte trotzdem den bei *Spurilla* verwendeten Extrakt aus *Anemonia contarini* ausprobieren, obwohl diese Aktinie nie angenommen wird. Die Kontraktionen waren im allgemeinen weniger heftig als bei *Spurilla.* Die Rhinophoren kontrahieren sich, aber nicht so blitzartig, während bei Fühlern und Mundpartie nur ein starker Extraktstrom die Kontraktion der ganzen Kopfpartie bewirkt. Wie erwartet, wird der Mund nicht ausgestülpt und erfolgen auch keine Suchbewegungen. *Spurilla neapolitana* reagiert entsprechend auf *Eudendrium*-Extrakte. *Eudendrium* dient *Spurilla* nie als Futter.

Cratena peregrina antwortet auf Extrakte von *Eudendrium*, das ihre natürliche Nahrung ist, nur mit Schreckreaktionen, ohne Anzeichen eines Fressverhaltens. Dies gilt sowohl für Extrakte, die durch Filtrierung aus zerquetschten *Eudendrium*-Ästen wie auch aus gekochtem *Eudendrium* gewonnen wurden.

Polycera quadrilineata zeigt auf *Bugula*-Extrakte, ihr Futter, nur schwache Reaktionen, die in einer leichten Öffnung des Mundes und im günstigsten Fall einer schwachen Lippenausstülpung bestehen. Manchmal ist eine Bewegung der Radula sichtbar.

4. Hauptversuche.

a. *Stillwasser*

Mit diesen Experimenten untersuchte ich, ob das Geruchsgefälle imstande ist, eine hungrige Schnecke zum Beutetier im Stillwasser zu führen.

Die meisten Versuche wurden an *Spurilla neapolitana* mit verschiedenen Methoden durchgeführt.

Wie im Kapitel II über „Nahrung und Fressverhalten" beschrieben, lokalisiert *Spurilla* ihre Beute nach spätestens zweimaliger Berührung mit den Rhinophoren. Ich prüfte nun die Wahrnehmung von Beute auf Distanz. Dazu wurde zuerst eine *Bunodeopsis strumosa* vorsichtig vor dem Kopf der Schnecke hin und her geschwenkt und jede Berührung sorgfältig vermieden. Die Reaktion war positiv und bestand in raschen Suchbewegungen und Ausstülpen des Mundes. Ebenso reagierten die Tiere mit Suchverhalten am Ort, wenn das Wasser mit einer Actinie in einer runden Schüssel umgerührt wurde, um gleichmässige Verteilung der Duftstoffe zu erreichen. Nach diesem positiven Befund über die Wahrnehmung einer Beute auf Distanz, wurde die Fähigkeit, diese zu lokalisieren, untersucht.

In Gefässen verschiedener Grösse (Rundschalen 9,5 cm ∅ bis Becken von 16 × 24 cm) wurden *Spurilla* und *Bunodeopsis*, so weit als möglich voneinander entfernt, vorsichtig in stillstehendes Wasser gesetzt. Die Versuchstiere zeigten oft ein deutliches Suchverhalten; es konnte aber nicht beobachtet werden, dass die Beute auf einem auch nur annähernd direkten Weg aufgesucht wurde. Erst nach sehr langer Versuchsdauer (bis zu über 24 Stunden) fanden die Schnecken mehr

oder weniger zufällig ihre Nahrung. Bei so langen Versuchszeiten war eine Dauerbeobachtung unmöglich, weshalb ich versuchte, mit einer Schicht von Bimssteinpulver im Becken die Spuren zu registrieren. Es konnte aber bloss festgestellt werden, dass die Tiere mehrmals das Becken durchkreuzten, dass an den Wänden die Spur aufhörte, um anderswo wieder zu beginnen, sodass kein vollständiger Bewegungsablauf festgestellt werden konnte.

Um ein zufälliges Zusammentreffen der Spurillae mit den Actinien zu vermeiden, wurden *Bunodeopsis* in ein Glasrohr gebracht, das mit einem feinen Nylonnetz verschlossen war, um ein Entweichen der Actinien zu verhindern. Das Rohr wurde senkrecht in das Becken gehängt, das untere Ende 2 cm vom Boden entfernt. Als Kontrolle diente ein zweites, leeres Rohr, das in derselben Weise aufgehängt wurde. Um die Versuchsdauer abzukürzen, wurden die Schnecken vor dem Einsetzen in Fresstimmung gebracht, indem sie durch direkte Berührung mit einer *Bunodeopsis* gereizt wurden, ohne fressen zu können. So fanden innerhalb 3 bis 7 Stunden 3 Tiere den Weg zur Nahrung. Inwieweit sie zufällig unter das Glasrohr gelangten, ist unsicher; sicher aber ist, dass sie bei dieser Anordnung nur durch starkes Aufbäumen, also echtes Suchverhalten, die Nahrung erreichen konnten.

Gleiche Resultate erhielt ich bei *Limenandra nodosa* mit *Bunodeopsis strumosa*, während eine Kontrolle mit *Aiptasia diaphana* negativ verlief.

b. *Strömungsversuche.*

Es ist von vielen in Wasser lebenden Tieren bekannt, dass sie in strömendem Wasser die Neigung zeigen, sich gegen den Strom einzustellen (positive Rheotaxis). Auf die Rheotaxis wurde ich durch die Arbeiten COPELANDS (1918) und HENSCHELS (1932) aufmerksam gemacht, welche diese schon bei anderen Meeresschnecken beobachtet hatten. Diese Erscheinung ist sicher für die Orientierung und Nahrungssuche sich frei bewegender mariner Formen von grosser Bedeutung, steht doch in ihrem natürlichen Biotop das Wasser nie absolut still.

Die Experimente beanspruchten zahlreiche Vorbereitungen, die dazu dienten, optimale Bedingungen wie auch die besten Einrichtungen und das geeignetste Versuchsmaterial herauszufinden.

Einrichtungen.

Einem Rundbecken, in dem sich mehrere Spurillae befanden, wurde der Extrakt einer zerquetschten Actinie zugesetzt und die Lösung umgerührt. Dadurch entstand eine starke kreisförmige Strömung. Die Spurillae nehmen die Duftstoffe wahr, was an einer starke Ausstülpung des Mundes erkennbar ist, richten sich gegen die Strömung und beginnen zu kriechen. Bei einigen Exemplaren konnte deutlich beobachtet werden, wie sie mit den Fühlerspitzen rasch den

Boden betasten und den ausgestülpten Mund ab und zu gegen die Unterlage pressen. Wenn in umgekehrtem Sinn gerührt wird, bleiben die Tiere stehen, drehen sich dann um und kriechen in die neue Richtung. Tiere an den Seitenwänden, die also nicht horizontal liegen, zeigen weniger genaue Reaktionen, wie überhaupt die Reaktionsgeschwindigkeit individuell stark verschieden ist. Eine Kontrolle, bei welcher reines Seewasser umgerührt wurde, ergab, dass *Spurilla* nicht positiv rheotaktisch ist, sondern in der Strömung, die keine Duftstoffe enthält, planlos umherkriecht.

Der gleiche Versuch wurde mit einer lebenden Aktinie anstelle des Extraktes durchgeführt. Die Resultate waren nicht so eindeutig. Anscheinend waren die Duftstoffe für die kurze Dauer des Versuches und somit ihrer Wirkung zu wenig stark. Nur wenn sich die Schnecke direkt in der Strömung weniger als 5 cm von der Actinie entfernt befindet, kriecht sie eindeutig auf diese zu.

Um eine längere Versuchsdauer zu erreichen, die trotzdem noch eine Kontrolle zulässt, verwendete ich eine ähnliche Einrichtung wie Stehouver (1952) (Abb. 5) und ein Y-förmiges Glasrohr (Abb. 4). In Abbildung 5 führt ein Gummirohr mit einem Quetschhahn zur Regelung der Stromstärke das Seewasser in die beiden kleinen Becken A und B. Eines dieser Becken enthält das Futter der zu untersuchenden Schnecken, das andere ist leer und dient zur Blindprobe. Zwei siphonförmige Glasröhren leiten das Wasser aus den Becken A und B in das grössere Becken C, wo sich die Schnecken befinden. Hier enden die Rohre mit den Mündungen dicht nebeneinander in der Mitte einer Beckenwand. An der gegenüberliegenden Beckenwand sorgt ein doppelter Sipho dafür, dass das Wasser mit gleichmässiger Geschwindigkeit herausgelassen wird. Dadurch durchläuft der Wasserstrom der Länge nach den ganzen Mittelteil des Beckens C. In den Ecken und an den Seitenwänden aber entstehen Wirbel, die auch den Wasserstrom in der Mitte stark stören. Ich versuchte umsonst, diese Wirbel zu vermeiden, indem ich die Form und die Stellung der Verbindungsrohre zwischen kleinen und grossen Becken wie auch dessen Form veränderte. Kleine im Durchlaufwasser gelöste Mengen Methylenblau zeigten, dass immer noch Wirbel vorhanden waren. Das ist der grösste Nachteil dieser Einrichtung. Die Schnecken sollten aus dem Becken C, in das sie eingesetzt werden, sobald sie das Futter wahrnehmen, durch das Glasrohr in das Becken A hinüberkriechen, wo sie die Nahrung finden. Wird der Köder bemerkt, setzen sie sich gegen den Strom in Bewegung. Geraten sie aber in eine Wirbelzone, so ist es selten, dass sie sich noch zurechtfinden und bis zum Rohreingang gelangen. Ein anderer toter Punkt ist die Wasseroberfläche, die von fast allen Nudibranchiern in aufgehängter Stellung als beliebte Spazierfläche benützt wird. Diese Umstände sind dafür verantwortlich, dass die Resultate der Versuche mit dieser Einrichtung eine grosse Anzahl passiver Tiere enthalten, da darin auch alle Tiere mitzählen, welche die Nahrung wohl feststellten, den Rohreingang aber nicht finden konnten.

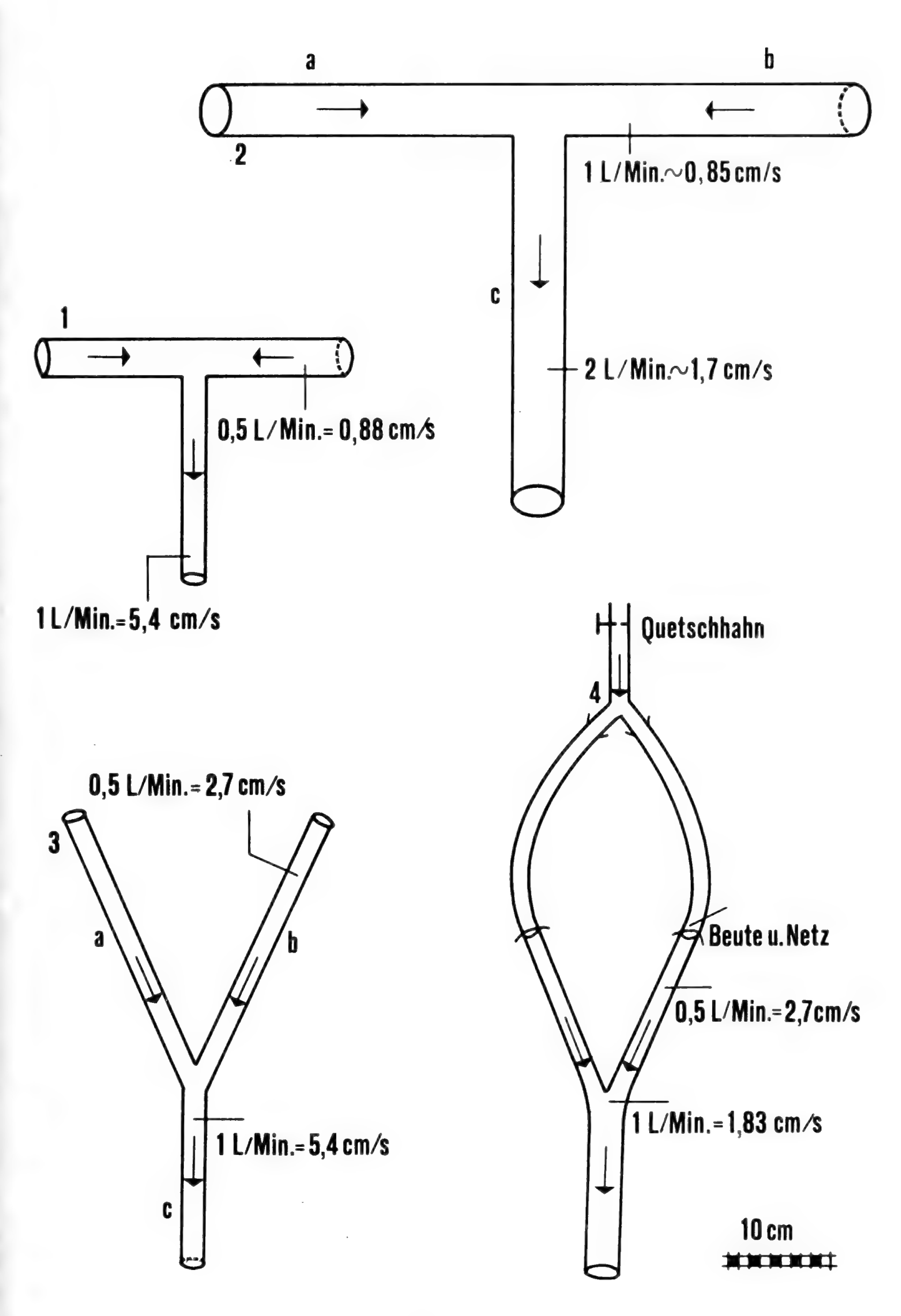


ABB. 1—4.

Glasrohre für Strömungsversuche.

Diese Nachteile des Beckensystems können durch Anwendung einer anderen Versuchsanordnung, nämlich grosse Y- oder T-förmige Glasrohre, ausgeschaltet werden. Die Abbildungen 1, 2, 3, 4 stellen die verschiedenen Typen der verwendeten Rohre dar. Bei allen vieren ist das Prinzip das gleiche. Das Seewasser wird von zwei Plastik- oder Gummirohren zu den beiden Armen A und B des Glasrohres gebracht. Von hier strömt es in den Teil C, wo sich an dessen Anfang die beiden aus A und B kommenden Strömungen vereinigen. An der Verbindungsstelle zwischen Plastikrohr und Arm A oder B des Glasrohres ist über den ganzen Rohrquerschnitt ein Netz gespannt, welches verhindert, dass die dicht oberhalb stehende Beute vom Strom fortgetragen wird. Im Abschnitt C werden die für den Versuch gewählten Schnecken eingesetzt. An dessen Ende sorgt ein weiteres Netz dafür, dass die Tiere nicht entkommen. Die Arme A und B enthalten abwechslungsweise die Nahrung, um mögliche unbekannte im Versuch störende Faktoren auszuschalten. Um einen über den ganzen Rohrquerschnitt gleichmässigen Wasserstrom zu erhalten, tauchte ich die ganze Einrichtung in ein grosses Becken mit Seewasser, sodass sie horizontal einige cm unter dem Wasserspiegel lag. Dadurch wurden optimale Stromverhältnisse erreicht. Ein Quetschhahn, der am Zuflussrohr vor der Verzweigung zu den Armen A und B angebracht ist (Abb. 4), erlaubt die Regulierung der Stromstärke. Es muss weiter dafür gesorgt werden, dass die Stromgeschwindigkeit in den beiden Armen A und B genau gleich ist, um die mögliche Bevorzugung einer Strömungsstärke anstelle von chemischer Orientierung auszuschalten. Die Versuchsschnecken müssen sich, sobald sie die ganze Strecke C zurückgelegt haben, an der Verzweigungsstelle zwischen Richtung A oder B entscheiden. Aus einer der beiden Richtungen kommt Wasser mit Duftstoffen aus der Beute, aus der anderen nur reines Seewasser. Gelangt die Schnecke an das Trennungsnetz, hinter dem sich eine Beute befindet, so kann sie durch dieses hindurch die Beute ansaugen. Hat sie sich aber einmal für das falsche Rohr entschieden, so kriecht sie nur selten zurück. So kehrte eine sehr aktive Schnecke am oberen Abschluss des leeren Rohres wieder um, um dann in das Beuterohr einzuwandern. Solche Fälle beobachtete ich auch bei Versuchen mit der Beckeneinrichtung. Hier gibt es auch die Möglichkeit, dass eine Schnecke den richtigen Weg zur Beute findet, ihre Mahlzeit nimmt und satt in das grosse Startbecken zurückkehrt. Solche Ausnahmen traten bei Versuchen mit verschiedenen Nudibranchiern, wie *Cratena peregrina*, *Polycera quadrilineata* und *Spurilla neapolitana*, auf.

Der Nachteil der Versuchsrohre gegenüber der Beckeneinrichtung ist die umständliche Handhabung. Das Hineinsetzen und Herausnehmen der Beute und der Nudibranchier aus den Rohren und die anderen Vorbereitungen nehmen viel Zeit in Anspruch. Dieser Nachteil wird aber durch die eindeutigeren Resultate mehr als ausgeglichen.

Abbildung 6 zeigt die dritte Variante der verwendeten Geräte. Das Prinzip

ist dasselbe wie bei den zwei vorher beschriebenen Anordnungen, für kleine Nudibranchier hat sich dieses Gerät aber besonders bewährt. Auch hier wurde auf gleich starke Strömungen geachtet. Wegen der geringen Ausmasse der Kanäle konnte nur mit schwachen Strömungen gearbeitet werden. Als besondere Anordnung möchte ich auf die Schlitze hinweisen, die den Schnecken den Durchgang zum richtigen oder falschen Kanal insofern erschweren, da sie bei der gegebenen Höhe (1 mm) mit den Rhinophoren an die Trennwand stossen. Erfahrungsgemäss kehren aber Schnecken vor solchen Hindernissen um, wenn sie planlos umherkriechen, sodass ein Durchkriechen auf positiven Reiz hinweist.

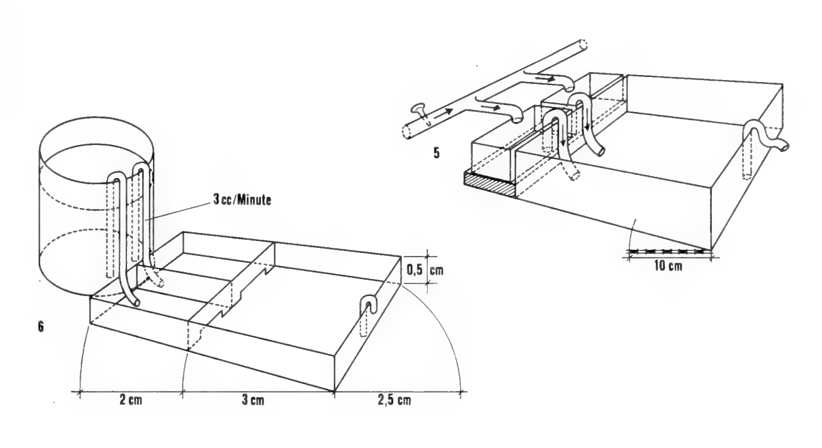


Abb. 5—6.

Beckeneinrichtungen für Strömungsversuche.

Um den Lichteinfluss auf die Resultate der Stromversuche so weit als möglich auszuschalten, habe ich den grössten Teil der Experimente bei diffusem, von oben einfallendem Licht durchgeführt; andere Versuche fanden dagegen bei völliger Dunkelheit statt. Ein Unterschied im Verhalten der Schnecken war dabei nicht festzustellen. Ebenso diente der Seitenwechsel des Köders und das Drehen der ganzen Anlage zur Ausschaltung eines möglichen Lichteinflusses.

Intensität der Strömung.

Ein anderer Faktor, der berücksichtigt werden muss, ist die Intensität der Strömung. Zuerst wurden verschiedene Strömungsgeschwindigkeiten auf ihre Wirkung mit Duftstoffen geprüft. Systematische Untersuchungen zur Feststellung optimaler Strömungsgeschwindigkeiten wurden hingegen nicht durchgeführt. Eine Einschränkung des Spielraumes war auch die zur Verfügung stehende Wasserleitung (2 L/Minute). Hinweise auf geeignete Strömungsgeschwindigkeiten entnahm ich neben diesen empirischen Beobachtungen van Haaften

und VERWEY (1960), die Versuche mit *Aeolidia papillosa* und *Trinchesia aurantia* durchführten. Für *Aeolidia* ergaben sich mit Seewasser, das *Metridium senile* enthalten hatte, folgende Werte:

Eingeschlagene Richtung	*Stromstärke*			
	1,5 cm³/s	*3 cm³/s*	*6 cm³/s*	*9 cm³/s*
gegen den Strom	64%	95%	92%	54%
mit dem Strom	18%	1%	3%	4%
stillstehende Tiere	18%	4%	5%	42%

Hier liegt die optimale Zone also zwischen 2,5—6 cm/s. *Trinchesia aurantia* mit *Tubularia larynx* oder *T. indivisa* als Köder zeigen ähnliche Werte.

Ich konnte feststellen, dass sich innerhalb der Geschwindigkeiten, die in den vorliegenden Anlagen auftraten (0,85—9,4 cm³/s) keine grundlegende Beeinflussung der Reaktionen feststellen liess. Falls artspezifische Optimalwerte existieren, liessen sie sich nicht in der positiven oder negativen Reaktion feststellen, sondern höchstens in Reaktionsgeschwindigkeit und Empfindlichkeit. In den folgenden Versuchen beschränkte ich mich deshalb darauf, innerhalb der geeigneten oder zumindest nicht störenden Werte zu bleiben.

Rheotaxis

Um zu prüfen, ob die Anlagen nicht schon ohne Köder eine Vorzugsrichtung aufweisen und um ein Mass der reinen Rheotaxis zu erhalten, wurden folgende Versuche durchgeführt.

Spurilla neapolitana: Zur Anwendung kamen die beiden Y-Rohre (Abb. 3 und 4) ohne Köder. Insgesamt wurden 64 verschiedene *Spurilla* in 7 voneinander unabhängigen Versuchen getestet. Die Versuche dauerten 2 bis 23 Stunden und wurden bei diffusem, von oben einfallendem Licht durchgeführt. Bei den zwei langen Versuchen wurde eine Dunkelperiode von 8 Stunden eingeschaltet.

Die Zusammenfassung der einzelnen Ergebnisse gibt folgendes Bild:

Total angewendete Spurilla	*Positiv rheotaktisch*		*Passiv*	*Vermisst oder von Artgenossen gefressen*
	n. links	*n. rechts*		
64	10	11	40	3
100%	16%	17%	63%	—

Trinchesia granosa

Für diese sehr kleinen Nudibranchier (Durchschnittsgrösse 4—5 mm) war die Mikroeinrichtung geeignet. Auch hier wurde keine Beute zugegeben. Es wurden 2 getrennte Versuche mit je 10 Tieren von 3 resp. 9 Stunden Dauer bei künstlichem, diffusem Licht von oben durchgeführt.

Total Tiere	*Positiv rheotaktisch*		*Passiv*
	links	*rechts*	
20	1	1	18
100%	5%	5%	90%

Die Anzahl der Tiere, die ohne zusätzlichen chemischen Reiz positiv rheotaktisch reagieren, ist bescheiden (c. 33% bei *Spurilla* und 10% bei *Trinchesia granosa*). Die Verteilung dieser Tiere in die Seitenarme ist sehr gleichmässig. Die Gefahr einer Interferenz zwischen reiner Rheotaxis und Chemotaxis in Strömungswasser ist also gering und kann von Fall zu Fall eingerechnet und berücksichtigt werden.

Köderversuche

Zur Anwendung kamen die bereits beschriebenen Anlagen. Als Köder diente artspezifische Nahrung.

Favorinus branchialis

Köder: Eier von *Aplysia*

Y-Rohr No. 3					*Beckenanlage*					
Dauer	*Total*	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Dauer*	*Total*	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Vermisst*
½ h	9	9	—	—	½ h	4	3	—	1	—
1 h	12	9	3	—	1 h	6	5	—	1	—
1 h	4	3	—	1	5 h	10	6	—	3	1
					18 h	6	5	—	1	—
	25	21	3	1		26	19	—	6	1

Total	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Vermisst*
51	40	3	7	1
100%	78%	6%	14%	—

Flabellina affinis	*Versuchsdauer*	*Total*	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Vermisst*
Köder:						
Eudendrium	3 h	3	3	—	—	
Einrichtung:						
Y-Rohr No. 3	8 h	2	1	—	1	
		5	4	—	1	
			80%		20%	

Cratena peregrina						
Köder:						
Eudendrium	12 h	4	2	—	2	
Beckeneinrichtung	16 h	16	7	—	3	6
Y-Rohr No. 3	2 h	2	2	—	—	
	3 h	2	2	—	—	
	——	3	1	1	1	
		27	14	1	6	6
			52%	4%	22%	

Limenandra nodosa						
Köder:						
Bunodeopsis strumosa	3 h	2	2	—	—	
Einrichtung:						
Y-Rohr No. 3						

Peltodoris atromaculata						
Köder:	2 h	4	4	—	—	
Petrosia ficiformis	2½ h	5	3	2	—	
Einrichtung:	3 h	5	2	2	—	1
Grosses T-Rohr No. 2	4 h	4	4	—	—	
	17 h	3	—	1	2	
	48 h	3	2	1	—	
		24	15	6	2	1
			63%	25%	6%	

Spurilla neapolitana	*Versuchsdauer*	*Total*	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Vermisst*
Köder:	1 h	8	8	—	—	
Kleine *Aiptasia diaphana*	2 h	5	4	—	1	
	2½ h	6	5	—	1	
	4 h	4	3	—	1	
	5 h	13	9	—	2	2
T-Rohr No. 1	5 h	7	6	1	—	
	7 h	10	9	1	—	
	14 h	7	6	—	1	
	18 h	7	7	—	—	
	19 h	10	8	—	2	
	——	5	2	—	3	
	3/4 h	9	6	—	2	1
Beckeneinrichtung	1 h	10	1	—	9	
	1½ h	2	2	—	—	
		103*	76	2	22	3
			74%	2%	21%	

* Davon 94 Exempl. zum ersten Mal verwendet, 9 Ex. aus der passiven Gruppen bei rheotaktischen Versuchen.

Trinchesia granosa						
Köder:	¼ h	10	10	—	—	
Podocoryna carnea	½ h	3	3	—	—	
Mikroeinrichtung (Abb. 6)	1 h	10	9	—	1	
	1 h	10	9	—	1	
	1 h	10	9	—	1	
	1 h	9	8	—	—	1
		52	48	—	3	1
			92%		6%	

Alle Exemplare kamen zum ersten Mal zur Anwendung. Die meisten positiven Tiere reagierten sehr schnell. Innerhalb 10 Minuten waren sie auf der Nahrung. Diese Experimente lassen über die Anwesenheit eines chemischen Fernwahrnehmungssinnes keine Zweifel. Der grosse Prozentsatz der zur Nahrung kriechenden Nudibranchier (Maxima von 92% bei *Trinchesia granosa*) ist die eindeutige Bestätigung.

c. *Amputationen.*

Zur Lokalisation der Chemorezeptoren unternahm ich Versuche mit Nudibranchiern, die an verschiedenen Körperregionen operiert wurden. Die Schnecken wurden bei den ersten Versuchen mit 7% $MgCl_2$ in Aqua dest. betäubt, später hingegen ohne Narkose operiert. Mit ein wenig Übung ist es nämlich möglich, auch kriechenden Tieren Rhinophoren und Fühler zu entfernen. Zur Entfernung der Rhinophoren erweisen sich Schlingen aus feinen Nylonfäden am geeignetsten. Die Operation wurde unter dem Binokular durchgeführt. Die Rhinophorenganglien, die dicht oberhalb des Cerebralganglions liegen, konnten nie entfernt werden.

Zur Entfernung der Fühler waren hingegen zwei sehr feine, auf Glasstäbe montierte Nadeln besser geeignet. Mit der einen Nadel wurde die Basis des Fühlers gegen die Unterlage gehalten, die zweite als Messer benutzt.

Die Schnecken ertragen diese Eingriffe sehr gut und erholen sich sehr schnell, manchmal nur zu schnell, wie das bei *Trinchesia granosa* der Fall ist. Hier ist das Regenerationsvermögen so stark, dass schon einen Tag nach der Operation keine Versuche mehr durchgeführt werden können. Bei *Spurilla neapolitana* hingegen kann man 3 oder 4 Tage warten. Erst dann sind Andeutungen einer Regeneration zu sehen. Nach 5—6 Tagen bilden sich die ersten Rhinophorenlamellen, und nach 20—25 Tagen erreichen sie die ursprüngliche Länge.

Spurilla zeigt nach den Operationen bis zum Erscheinen der Regenerate im Gegensatz zu *Trinchesia granosa* ein ziemlich passives Verhalten. Die Schnecken bewegen sich sehr wenig und langsam. Oft wird angebotene Nahrung abgelehnt. Dieses Verhalten ist nicht allein durch die Verletzung bedingt. Am Schwanz oder an den Körperseiten stark verletzte Schnecken benehmen sich normal.

Spurilla, die in demselben Becken operiert werden, wo schon kurz vorher einigen Artgenossen die Rhinophoren oder Fühler amputiert wurden, zeigen eine deutliche Erregung. Ich nehme an, dass dafür die kleine Menge Körperflüssigkeit verantwortlich ist, die während der Durchtrennung aus der Wunde herausfliesst. Eine Interpretation im Sinne Kempendorffs (1942), der durch Zerquetschen einer *Helisoma nigricans* eine chemisch bedingte Fluchtreaktion bei Artgenossen bewirkte, ist hier auszuschliessen. Ich glaube eher, dass *Spurilla*, die einen äusserst stark ausgeprägten Kannibalismus zeigt, durch die aus den Wunden von Geschwistern herausfliessenden Körperflüssigkeit in der gleichen Weise wie bei der Nahrungswahrnehmung angesprochen wird. *Spurilla*, denen ein Fühler amputiert wurde, halten den verbliebenen oft gerade nach vorne gerichtet. Solche Tiere kriechen dann nicht mehr gerade aus, sondern zeigen die Tendenz, einen Bogen gegen die verletzte Seite zu beschreiben. Eine *Spurilla*, die den rechten Fühler nicht mehr besass, drehte den Kopf in der Längsachse so stark nach rechts,

dass die Spitze des rechten Rhinophors den Boden betasten konnte, also gewissermassen als Fühlerersatz diente.

Amputation beider Rhinophoren

Spurilla neapolitana

Die Schnecken wurden erst einen Tag nach der Amputation getestet, um eine mögliche Schockwirkung der Operation auszuschalten. Ich verwendete soweit als möglich Exemplare, die sich vor der Rhinophorenentfernung als positiv erwiesen hatten.

	Dauer	*Total*	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Vermisst*
Köder:	2 h	8	4	2	2	
Aiptasia diaphana	4 h	6	3	—	3	
Einrichtung:	4½ h	7	4	—	3	
T-Rohr No. 1	8½ h	5	3	—	2	
	9 h	5	2	—	3	
	13 h	11	5	2	4	
	13½ h	7	2	2	3	
	14 h	11	7	1	2	1
	15½ h	14	6	2	2	4
	18 h	8	6	1	1	
		82*	42	10	25	5
			51%	12%	30%	

* Von diesen 82 Tieren hatten 67 vor der Operation positiv reagiert. Der Rest bestand aus frischen, zum ersten Mal verwendeten Exemplaren.

Trinchesia granosa

Köder:	1½ h	7	6	—	—	1
Podocoryna carnea	1½ h	10	9	—	1	
Mikroeinrichtung (Abb. 6)	2 h	3	2	—	1	
	2 h	8	7	—	—	1
	5½ h	10	8	1	1	
		38	32	1	3	2
			84%	3%	8%	

Die Versuche wurden am Tag der Amputation angesetzt.

Amputation beider Labialtentakel

Spurilla neapolitana	*Dauer*	*Total*	*Pos.*	*Neg.*	*Pass.*	*Vermisst.*
Köder:	5 h	5	2	2	1	
Aiptasia diaphana	14½ h	5	2	—	3	
Einrichtung:	17 h	4	2	—	—	2
T-Rohr No. 1	18 h	5	4	—	1	
	21 h	6	4	—	2	
		25	14	2	7	2
			56%	8%	28%	

Versuche nach Rhinophoren- und Labialtentakelamputation.
Spurilla neapolitana

Köder:	2½ h	7	1	—	6
Aiptasia diaphana	4½ h	7	3	1	3
Einrichtung:	11 h	8	4	—	4
T-Rohr No. 1	13 h	4	—	2	2
	16 h	11	2	—	9
	16 h	9	5	1	3
		46*	15	4	27
			33%	8%	59%

* Von diesen 46 Tieren hatten 33 ohne Rhinophoren und 13 ohne Fühler pos. reagiert.

Trinchesia granosa

Köder:	2 h	9	7	—	1	1
Podocoryna carnea	4 h	7	7			
Mikroeinrichtung (Abb. 6)	9 h	8	5	—	2	1
		24*	19(!)	—	3	2
			79%(!)		13%	

* Alle 24 Tiere stammen aus der Gruppe, die auch ohne Rhinophoren positiv reagiert hatte.

Trinchesia granosa, eine kleine Art mit einfach gebauten, nicht lamellierten Rhinophoren und kurzen Labialtentakeln, zeigt also keine wesentliche Reaktionsminderung durch Amputationen von Rhinophoren und Labialtentakeln. Der chemische Wahrnehmungssinn muss zu einem wesentlichen Teil in anderen Körperpartien lokalisiert sein. *Spurilla*, eine Art mit langen, hochkompliziert gebauten, lamellaren Rhinophoren und gut ausgebildeten Labialtentakeln, weist

dagegen eine deutliche Reaktionsminderung nach Labialtentakelamputation, eine deutlichere nach Rhinophorenamputation auf und eine von 74 auf 33% positiver Reaktionen geminderte Antwortbereitschaft, wenn beide Fühlerpaare fehlen. Rhinophoren und Labialtentakel sind bei *Spurilla* also der Hauptsitz des chemischen Fernwahrnehmungssinnes.

IV. HISTOLOGIE

Die Literatur über Chemorezeptoren bei Gastropoden ist reich, zeigt jedoch, dass es bisher noch nicht möglich war, zwischen chemischen und mechanischen Sinnesorganen zu unterscheiden, geschweige denn die spezifischen Rezeptoren dieser beiden „Organe der niederen Sinne" bei Opisthobranchiern auseinander zu

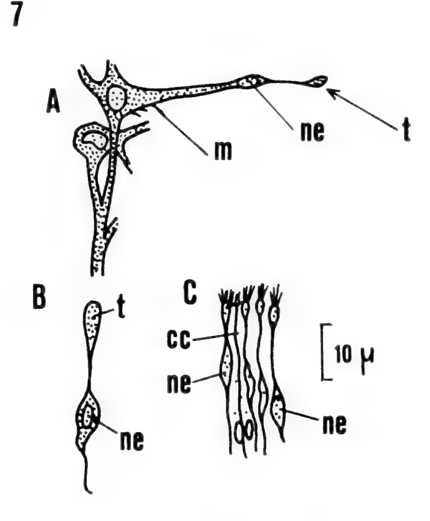


ABB. 7.

Nach BERNHARD (1890).

A) Osphradium von *Cassidaria:* Neuro-epitheliale Zelle mit multipolarer Nervenzelle.

B) Osphradium von *Cassidaria:* Neuro-epitheliale Zelle.

C) Osphradium von *Paludina:* Neuro-epitheliale Zelle.

cc = Wimperzelle
ne = Neuro-epitheliale Zelle
m = Multipolare Nervenzelle
t = Kopf der neuro-epithelialen Zelle.

halten. Hier soll kein allgemeiner Überblick gegeben werden (vgl. dazu DEMAL, 1955; HOFFMANN, 1938; STORK, 1934), sondern nur auf die in unserem Zusammenhang wichtigen Resultate kurz eingegangen werden. Durch die Arbeiten von COPELAND (1918) und WOELPER (1950) darf die Funktion des Osphradiums als chemorezeptorisches Organ als gesichert gelten (vgl. dagegen aber HULBERT und YONGE, 1937, die ihm eine mechanische Reaktion auf eingeführtes Sediment zuschreiben). Auf welchen histologischen Elementen beruht sie? STORK (1934) vermutet, dass bei den Opisthobranchiern im Osphradium nur freie Nervendigungen vorkommen, welche oft nach aussen herausragen. Für die Prosobranchier scheint dagegen das Vorkommen neuroepithelialer Zellen im Osphradium gesichert. Als typische Vertreter dieser Sinneszellen können die nach BERNHARD (1890) in meiner Abbildung 7 wiedergegebenen Sinneszellen angesehen

werden, wobei noch zahlreiche abweichende Formen auftreten können, wie aus Abbildungen bei DEMAL (1955) und GARNAULT (1887) deutlich hervorgeht.

Wenn man diese neuro-epithelialen Zellen mit den Pinselzellen vergleicht, wird es klar, dass es sich hier um die gleichen nervösen Elemente handelt. FLEMMING (1869, 1870) konnte deren Vorkommen bei allen von ihm untersuchten Lamellibranchia und Gastropoden nachweisen. Fast überall ragt das Haarbüschel der Pinselzellen aus dem Epithel nach aussen. Die einzige Ausnahme bilden die Landgastropoden, welche wohl an den Fuss- und Mantelrändern freie Haarbüschel aufweisen, während an den Fühlern diese die dicke Cuticula nicht durchstossen. Die Verteilung der Pinselzellen beschreibt FLEMMING folgendermassen:

„Die Verbreitung an der Oberfläche des Cephalophorenkörpers ist der Art, dass man die Pinselzellen überall am dichtesten stehend an dessen Fühlern antrifft, demnächst am vorderen Mantelrand, besonders an den lappenartigen Anhängen bei einigen Vorderkiemern und vorderen (auch dem seitlichen und hinteren) Fussrand, minder dicht gestellt am Kopf und auch an der Fussohle. Damit soll nicht gesagt sein, dass sie an anderen, freien Stellen der Haut, z.B. an den Seitenflächen des Fusses, ganz fehlen. Ihr Vorkommen bindet sich auch bei den Pulmonaten nicht etwa an die Anwesenheit von Flimmerepithel; auch an flimmerlosen Stellen, wie am hinteren Fussrand von Physa fontinalis, haben sie ihren Platz".

Er sieht in den Pinselzellen Rezeptoren taktiler Reize, lässt aber später doch die Möglichkeit einer chemorezeptorischen Funktion offen (1884).

TRINCHESE (1881) beschreibt starre Borsten, die, unterschiedlich dicht, fast am ganzen Körper aus dem Epithel herausragen und von den schlagenden Cilien der Wimperzellen gut zu unterscheiden sind. Am häufigsten fand er sie an den Fühlern, Rhinophoren, Kolben, vorderen Fusswinkeln und am lateralen Fussrand. Ebenso fand er bei den meisten von ihm untersuchten Äolidiern drei oder vier starre, lange Borsten auf dem vorderen Fussrand der Veliger. TRINCHESE vermutete, dass diese Borsten mit dem Sinnesempfinden der Tiere zu tun haben. An den Rhinophoren und Tentakeln von *Spurilla neapolitana* beobachtete er Haarbüschel und im Kopfepithel keulenförmige Köpfchen und subepithelial gelegene Zellkörper (1878). Diese Beschreibungen treffen auf die Pinselzellen zu.

MAZZARELLI (1893) beschreibt neuroepitheliale Elemente in der konkaven aurikolaren Partie der hinteren Tentakel der Aplysien, die, wie er selbst bemerkt, wie Pinselzellen aussehen.

MERTON (1920) lieferte mit seiner Arbeit über *Tethys leporina* und *Aplysia punctata* praktisch die einzige ausführliche histologische Untersuchung über Sinnesepithelien der Opisthobranchier. Die Sinnesendigungen in den Fühlern

von *Tethys*, wie sie auch auf der dorsalen Seite des Fusses und an anderen Stellen der Körperoberfläche vorkommen, beschreibt er folgendermassen:

„An der Stelle, wo der Nerv das Epithel erreicht, findet eine Anhäufung von Zellkernen statt, welche den Sinneszellengruppen entspricht. Die distalen Fortsätze der Sinneszellen spalten sich in der mittleren Höhe der Epithelzellkerne in Fibrillenbündel, deren Fibrillen nach der Oberfläche zu kegelförmig auseinanderstrahlen. So erreichen sie den Cuticularsaum, durchsetzen denselben und erheben sich über die Oberfläche in Gestalt kleiner Sinneshaare".

EALES (1921) beobachtete „Pinselzellen" an der Innenfläche der Tentakel, an Boden und Decke der Mantelhöhle, sowie an der unteren, inneren Wand des rechten Parapodiums von *Aplysia.* Nach ihrer Auffassung dringt der Nerv in das Epithel ein und bildet an der Oberfläche mit feinen Fibrillen den Pinsel.

BUERGIN-WYSS (1961) stellte an den Rückenkolben von *Trinchesia coerulea* fest, dass nicht alle behaarten epithelialen Elemente gleicher Natur sind. Sie hielt die echten Wimpernzellen und die Wimpern der Kolbenspitze auseinander, die sie als Fortsätze der basal von der Epidermis verlaufenden Längsmuskelfasern betrachtete. Diese Bildungen zeigen grosse Ähnlichkeit mit den bewimperten neurosensorischen Zellen EDMUNDS' (1966) an der Cerataspitze von *Catriona aurantia*, welche subepitheliale Zellkörper aufweisen und in Abbildung 3 seiner Arbeit abgebildet sind.

Ich nehme deshalb an, dass es sich um die gleichen Elemente handelt, welche mit den neurosensiblen Pinselzellen FLEMMINGS identisch sind.

1. MATERIAL UND METHODE.

Für die histologischen Untersuchungen wurden dieselben Tiere verwendet, wie bei den physiologischen Versuchen. Ausser diesen Nudibranchiern wurden *Elysia viridis* und *Placida dendritica* (Ascoglossa) und *Aplysia punctata* (Anaspidea) untersucht.

Angewandt wurden Schnittfärbung, Vitalfärbung und Macerationsmethoden, ergänzt durch die Beobachtung lebender Gewebe. Macerationen und Vitalfärbungen brachten trotz vieler Versuche keine Ergebnisse: Bei den Macerationen trat jedesmal eine solche Härtung der Gewebe ein, dass die Beobachtung der Nervenendigungen *in situ* unmöglich war. Vitalfärbungen mit Versuchsreihen bei verschiedenem pH wurden durchgeführt mit Methylenblau, Rongalitweiss (PANTIN, 1964), Methylenblau nach DREYER (1910), 0,5%iger Methylenblaulösung in Aqua dest. 1 : 100 mit Seewasser verdünnt, Alizarin (FISCHEL, 1908) und Methylviolett (STEINMANN, 1930). Dabei brachte allein die Rongalitweissmethode eine Anfärbung der dicken Nervenstränge zwischen den Muskeln. Nervenendigungen wurden in keinem Fall gefärbt.

Einige gute Resultate konnten dagegen mit der Beobachtung lebender Stücke im Phasenkontrastmikroskop erreicht werden. Ich untersuchte Fühler, Rhinophoren oder kleine Stücke anderer Körperregionen in Seewasser unter dem Deckglas. Die Objekte wurden nicht sofort zerquetscht, sondern es wurde abgewartet, bis an einigen Stellen lose Zellen durch das Epithel ausströmten, was meist nach ca. 1 Stunde der Fall war. Durch wiederholten leichten Druck auf das Deckglas wurden nun die Epithelelemente auseinandergepresst. Dabei traten immer grössere Mengen von Zellen der inneren Gewebe aus, die eine Beobachtung erschweren, aber leicht entfernt werden können, indem man auf eine Seite des Deckglases mit einer Pipette Seewasser zugibt und gleichzeitig auf der entgegengesetzten Seite mit Fliesspapier Wasser absaugt. An solchen unfixierten Geweben können Beobachtungen gemacht werden, die bei anderen Präparaten nicht möglich sind.

Schnittfärbungen :

a. *Betäubung.*

Zur Betäubung wurden MS 222 Sandoz und $MgCl_2$ verwendet. Das MS 222 eignet sich für Opisthobranchier nicht. Selbst in sehr schwachen Lösungen (0,015%) wanden sich die Tiere dauernd, und die Rhinophoren wurden leicht kontrahiert. Hingegen ergaben sich mit $MgCl_2$ sehr gute Resultate, d.h. die Schnecken konnten im ausgestreckten Zustand in die Fixierflüssigkeit gebracht werden und kontrahierten sich nicht mehr. Verwendet wurde eine 7%ige Lösung von $MgCl_2$ in Aqua dest., die dem Meerwasser zunächst im Verhältnis von ca. 1 : 2, dann in kleineren Mengen und in Zeitabständen von 20—30 Minuten zugegeben wurde, um eine langsame Steigerung der Konzentration zu bewirken. Je nach Grösse der Tiere vergehen bis zur völligen Betäubung einige Stunden (bei 2—3 mm langen Nudibranchiern) bis 2 Tage (bei einigen Tectibranchiern).

b. *Fixierung.*

Um einen möglichst guten Effekt der Silberfärbung zu erreichen, wurden verschiedene Fixierungsmittel ausprobiert. Die besten Resultate erhielt ich mit wässrigem Bouin und Bouin-Hollande (Romeis, 1948). In wässrigem Bouin wurden kleine Objekte von 2—3 mm Länge 5 bis 6 Stunden fixiert, die grössten Exemplare bis 3 Tage. Anschliessend wurde in 70% Alkohol so oft gespült, bis die Pikrinsäure den Alkohol nur noch schwach anfärbte. In Bouin-Hollande fixierte ich 3 Tage und spülte die Stücke in Aqua dest., das ich innerhalb 24 Stunden dreimal wechselte. Darauf wurden sie in 70% Alkohol gebracht. Die Stücke wurden nach Romeis in Paraffin eingebettet und 5 bis 15 μ dick geschnitten. Die Schnittdicke

ist bei Silberfärbung nicht ohne Bedeutung. Optimale Resultate erhielt ich mit Schnitten von 7 μ Dicke.

c. *Färbung.*

Die Azanfärbung nach ROMEIS ergab gute Übersichtspräparate. Bei der Darstellung der sensiblen Nervenendigungen ergaben sich hingegen Schwierigkeiten. Zahlreiche Methoden erwiesen sich als ungeeignet. Gute Darstellung der Nervenstränge erhält man mit der Osmium-Färbung nach MAILLET (1959), die gleichzeitig auch Fixierungsmittel ist. Hier werden aber Drüsengewebe und Schleim so stark schwarz gefärbt, dass nur unterhalb des Epithels Nervenstränge und Nervenbündel beobachtet werden können, während im Epithel keine Details zu unterscheiden sind.

Änderungen im Verhältnis OsO_4/ZnJ_2 wie auch in der Wirkungsdauer ergaben keine bessere Differenzierung. Auch die Entfärbung der Schnitte mit H_2O_2-Lösung griff in gleichem Masse Nerven wie Drüsengewebe an. Auch folgende Silberfärbungen ergaben keine befriedigenden Resultate: Bodian, Bodian-Ziesmer, Van Campenhout, Fraser-Rowell und Albrecht. Bei beiden Bodian-Methoden wurden als Kontrolle Schnitte eines Sepia-Embryonen mitgeführt, bei welcher sich gute Färbungen ergaben, während die Opisthobranchier-Nerven nicht oder nur sehr schwach angefärbt wurden. Bei Erhöhung der Temperatur, Verlängerung der Färbedauer und erhöhter Konzentration des Entwicklers nehmen zwar auch feine Nervenfasern Farbe an, gleichzeitig färbt sich aber das Plasma der Epithelzellen, sodass stark verschwommene Bilder entstehen.

Die stark basische $AgNO_3$-Lösung der Campenhout-Methode schädigte das stark wasserhaltige und schwammige Gewebe der Opisthobranchier.

Auch die eigentlichen FRASER-und-ROWELL-und ALBRECHT-Methoden ergaben negative Resultate, hingegen zeigten sich die Anwendung des Lutidins in der Imprägnationslösung (FRASER und ROWELL) und das Beizen mit $CuSO_4$ (ALBRECHT) als positive Faktoren, die im folgenden zu einer erfolgreichen Methode führte.

Nach vielen Misserfolgen, wobei mehr als 200 Schnecken geschnitten und gefärbt wurden, ergab sich folgendes Verfahren, das zuverlässig arbeitet und gute Ergebnisse liefert.

1. Fixierung: Bouin (wässrig) oder Bouin-Hollande. Dauer durchschnittlich 24 Stunden.
2. Einbetten in Paraffin, Schneiden 7 μ, Entparaffinieren.
3. Beizen in 20% $CuSO_4$-Lösung in Aqua dest., 3 Tage bei Zimmertemperatur. Lösung nur einmal verwenden.
4. Spülen in Aqua dest. (2 Mal).
5. $AgNO_3$ 20% in Aqua dest., 3 Stunden in Thermostat bei 48° C.

6. Gut spülen in Aqua dest. (3 mal).
7. Inkubation 16 Stunden im Thermostat bei 58° in gedecktem Glas in folgender Lösung:
   Aqua dest. 75 ml.
   $AgNO_3$ 7% 1 ml.
   Lutidin 2,6 2,5 ml.
   Lösung nur einmal verwenden.
8. Waschen in Aqua dest.
9. Reduzieren der Schnitte in einer Lösung von:
   1 g Hydrochinon
   5 g Natriumsulfit 5 Minuten
   100 ml Aqua dest.
10. Gründlich waschen mit Aqua dest.
11. Einlegen der Schnitte in eine 0,5% Goldchloridlösung, welcher auf 100 ml 3 Tropfen Eisessig zugesetzt sind. 10 Minuten.
12. Rasch in Aqua dest. 2 mal spülen.
13. Überführen in 3% Oxalsäurelösung. 5 Minuten.
14. Spülen.
15. Fixieren in 5% Natriumthiosulfatlösung. 5 Minuten.
16. Waschen in fliessendem Wasser. 10 Minuten.
17. Entwässern und Eindecken.

Der heikelste Moment ist Punkt 7, die Inkubation. Die kleinsten Variationen im Verhältnis Lutidin/$AgNO_3$/Wasser führen zu starker Veränderung des Resultates.

Wenn die Inkubationslösung gepuffert wird, wie bei Fraser und Rowell angegeben, ist ein pH 9 am günstigsten, ergibt aber keine besseren Resultate als die ungepufferte Lösung.

Abb. 8.

Hervia costai: Pinselzelle aus der Mundpartie.

Abb. 9 u. 11.

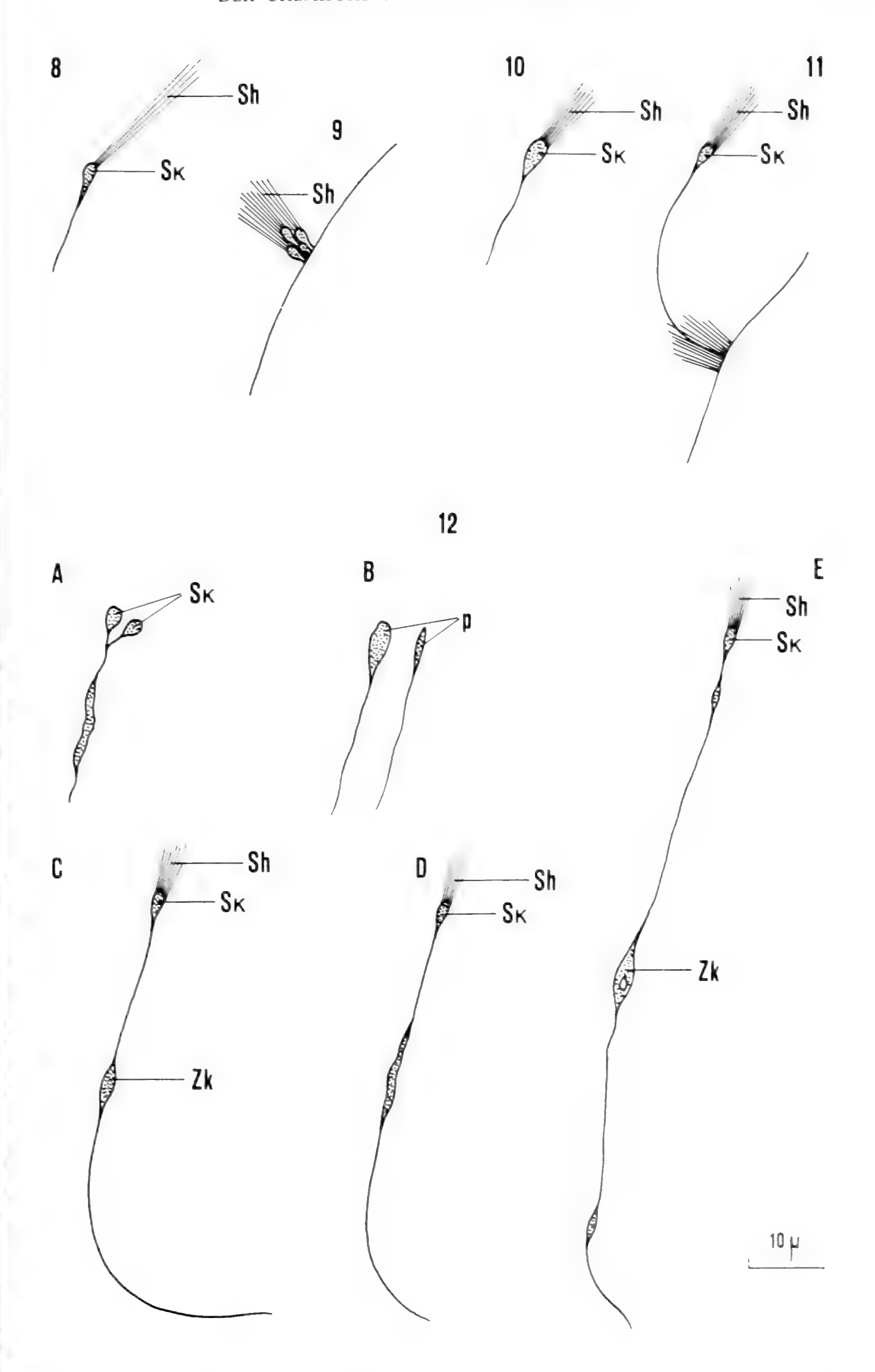
Flabellina affinis: Pinselzellen aus dem Fühler.

Abb. 10.

Hermaea bifida: Pinselzelle aus der Kopfpartie.

Abb. 12.

Coryphella pedata: Pinselzellen aus dem flimmernden Teil des Fusswinkels.
B) Palettenförmige Pinselzelle von vorn und seitlich gesehen.


8
Sh
Sk
9
Sh
10
Sh
Sk
11
Sh
Sk
12
A
Sk
B
p
E
Sh
Sk
C
Sh
Sk
Zk
D
Sh
Sk
Zk
10 μ

2. Befunde.

a. *Das Wimperepithel:*

Obwohl das Wimperepithel an der Reizwahrnehmung nicht direkt beteiligt ist, verdient es trotzdem, aus zwei Gründen berücksichtigt zu werden.

Erstens: Das Wimperepithel erzeugt gerade dort einen Wasserstrom, wo die Chemorezeptoren am häufigsten sind. Dadurch strudelt es vorhandene Geschmacks- und Duftstoffe herbei und hilft somit indirekt, die Leistung der chemischen Sinneszellen zu steigern. Die Cilientätigkeit erzeugt kleine, lokale Wasserströmungen, die in der Kopfregion am stärksten sind. In Mundnähe, inkl. Fusswinkel, schlagen die Wimpern in die Richtung der Mundöffnung, auf Rhinophoren und Tentakeln distal-basal und auf den Rückenanhängen basal-distal. Diese Feststellung wurde an *Polycera quadrilineata*, *Capellinia exigua* und *Trinchesia foliata* gemacht.

Zweitens: Es besteht die Gefahr, dass vereinzelte im Epithel zerstreute Wimpernzellen mit echt-nervös-sensiblen Elementen, den Pinselzellen, verwechselt werden. Die unterschiedliche Struktur dieser beiden epithelialen Elemente geht aus Abbildungen 13, 17 und 25 deutlich hervor. Beide besitzen ein nach aussen herausragendes Haarbüschel, das bei lebenden Wimperzellen aus schlagenden Cilien, bei den Pinselzellen aber aus steifen Sinneshaaren besteht.

An isolierten Wimpernzellen werden einzelne oder auch mehrere Basal-Fortsätze sichtbar, die sehr dünn sind, leicht reissen und deshalb nicht weiter verfolgt werden können.

b. *Die Pinselzellen.*

Pinselzellen sind bei Äolidiern sowohl im bewimperten wie unbewimperten Epithel vorhanden und auf der ganzen Körperoberfläche zu finden, variieren aber in der Dichte sehr stark. Gegenden höchster Konzentration sind Fühler und Rhinophoren mit Maximum an der Spitze, Mundpartie und, sofern vorhanden, Mundsaum und vordere Fusswinkel. Die äusserste Spitze der Rückenkolben ist etwas weniger stark besetzt. Bedeutend seltener finden sich die Pinselzellen an den Kolbenseiten, der Rückenseite der Schwanzspitze und am Lateralrand des Fusses in Sohlennähe auf der ganzen Länge. Am spärlichsten sind sie dorsal und lateral am Körper vertreten. Der ausserordentlich dichte Bewuchs der Fussohle mit Wimpern, die nach hinten schlagen, verhinderte jegliche Beobachtung von Pinselzellen selbst in histologischen Schnitten. Verschiedene Nudibranchier zeigen von dieser Verteilung abweichende Konzentrationen der Pinselzellen. So ist die obere Seite der fingenförmigen vorderen Fusswinkel bei *Coryphella pedata* und *Hervia costai* stärker besetzt als die untere. Der Oberseite fehlen auch im Gegensatz zur

unteren die Wimperzellen. Bei *Doto coronata* Gmelin sind Pinselzellen an der Fühlerspitze, entlang des Randes der Fühlerscheide und am Mundsaum am häufigsten vertreten. An den Cerata von *Favorinus branchialis* sind die Pinselzellen ungewöhnlich zahlreich. An der Cerataspitze stehen sie fast lückenlos nebeneinander, und auf den Cerataseiten sind sie noch so zahlreich wie an den Fühlern der anderen von mir behandelten Nudibranchier. Bei *Trinchesia foliata* sind die Cerataspitzen mit Pinselzellen so stark besetzt wie die Fühlerspitzen.

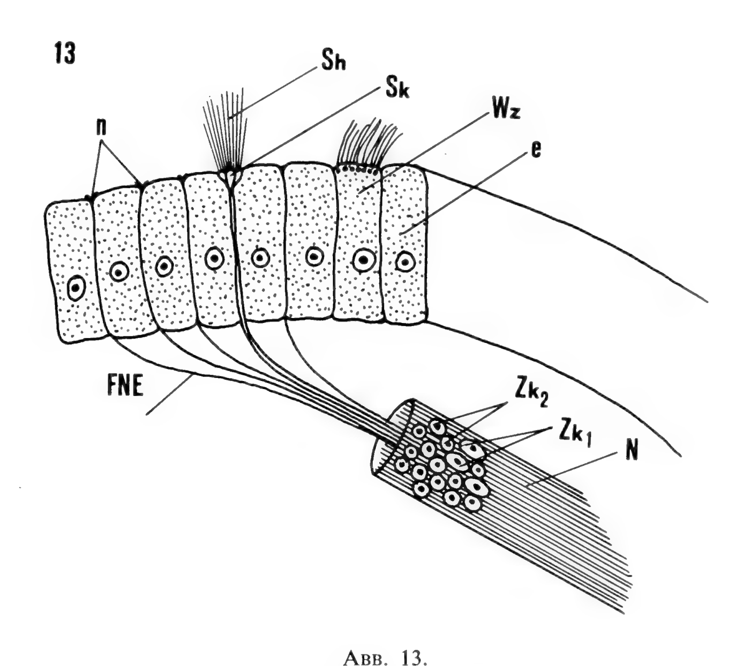


Abb. 13.

Schema zur Situation der Sinnesendigungen im Epithel.

Die Sinneshaare der Pinselzellen sind in der Regel etwas länger als die Cilien der umliegenden Wimpernzellen, sodass auch in einem Wimperepithel die Pinsel über das Cilienfeld herausragen. Die Grössen der Sinneskolben und der sie besetzenden Pinselhaare sind voneinander unabhängig. Es ist oft sogar so, dass die kleineren Sinneskolben die längeren Haare tragen. So finden wir im Wimperepithel der Mundregion bei *Hervia costai* sehr kleine Sinneskolben mit ausgesprochen langen Haaren (Abb. 8), die abwechselnd mit Wimperzellen einen dichten regelmässigen Teppich bilden. An den Fühlern, Rhinophoren und an der Cerataspitze zeigen die Pinselzellen eine charakteristische Gruppierung. Vier, fünf oder mehr Sinneskolben stehen ganz dicht nebeneinander und bilden so Gruppen, die voneinander deutlich getrennt sind (Abb. 9 und 13). Je nach Grösse dieser Gruppen ergibt sich in einer Region ein spärlicher oder dichter Bestand. Die auf

Rhinophoren und Fühler im Mikroskop schon bei mittelstarker Vergrösserung auffallenden Haarbüschel, die TRINCHESE (1877/1879) als Borsten bezeichnete, sind in Wirklichkeit die Sinneshaare einer ganzen Sinneskolbengruppe.

Die zwei untersuchten Ascoglossen *Elysia viridis* und *Placida dentritica* zeigen genau dieselbe Verteilung der Pinselzellen wie die Nudibranchier. Die Konzentration der Pinselzellen am Rand der flügelähnlichen Rückenlappen von *Elysia viridis* entspricht ungefähr derjenigen an den Seiten der Cerata der Nudibranchier.

Polycera quadrilineata weist auf dem Rücken nicht retraktile, aber als echter Doridier kranzförmig angeordnete, äussere Kiemen auf. Auf diesen sind die Pinselzellen bis zur Basis regelmässig verteilt, aber nur in mittleren Konzentrationen vertreten.

Gleichmässig am ganzen Körper verteilt sind die Pinselzellen beim Opisthobranchier *Phyllirrhoë bucephala*, der planktontisch lebt und eine fischähnliche Form aufweist. Einzig auf den zwei langen Fühlern stehen sie etwas dichter, aber ebenfalls in regelmässiger Verteilung, ohne die sonst charakteristische Anhäufung an der Fühlerspitze zu zeigen.

Der Feinbau.

Wenn wir Pinselzellen im Lebendpräparat beobachten, finden wir meist nur den Sinneskolben mit dem Pinsel an einem kurzen Nervenfortsatz. Abbildungen 8 bis 12 zeigen Pinselzellen verschiedener Opisthobranchierarten. Um den ganzen Zusammenhang eines Komplexes zu überblicken, ist eine längere Präparation nach der bereits angegebenen Methode notwendig. Dabei gehen aber immer die Pinselhaare verloren. Abbildungen 12*c*,*e* stellen vollständige Pinselzellen dar. Beim häufigsten Typus (Abb. 12*c*) führt vom behaarten Sinneskolben ein in der Länge

---

ABB. 14. *Spurilla neapolitana*: Pinselzelle mit Zellkörper und Nervenfortsatz aus der Rhinophorenlamelle.

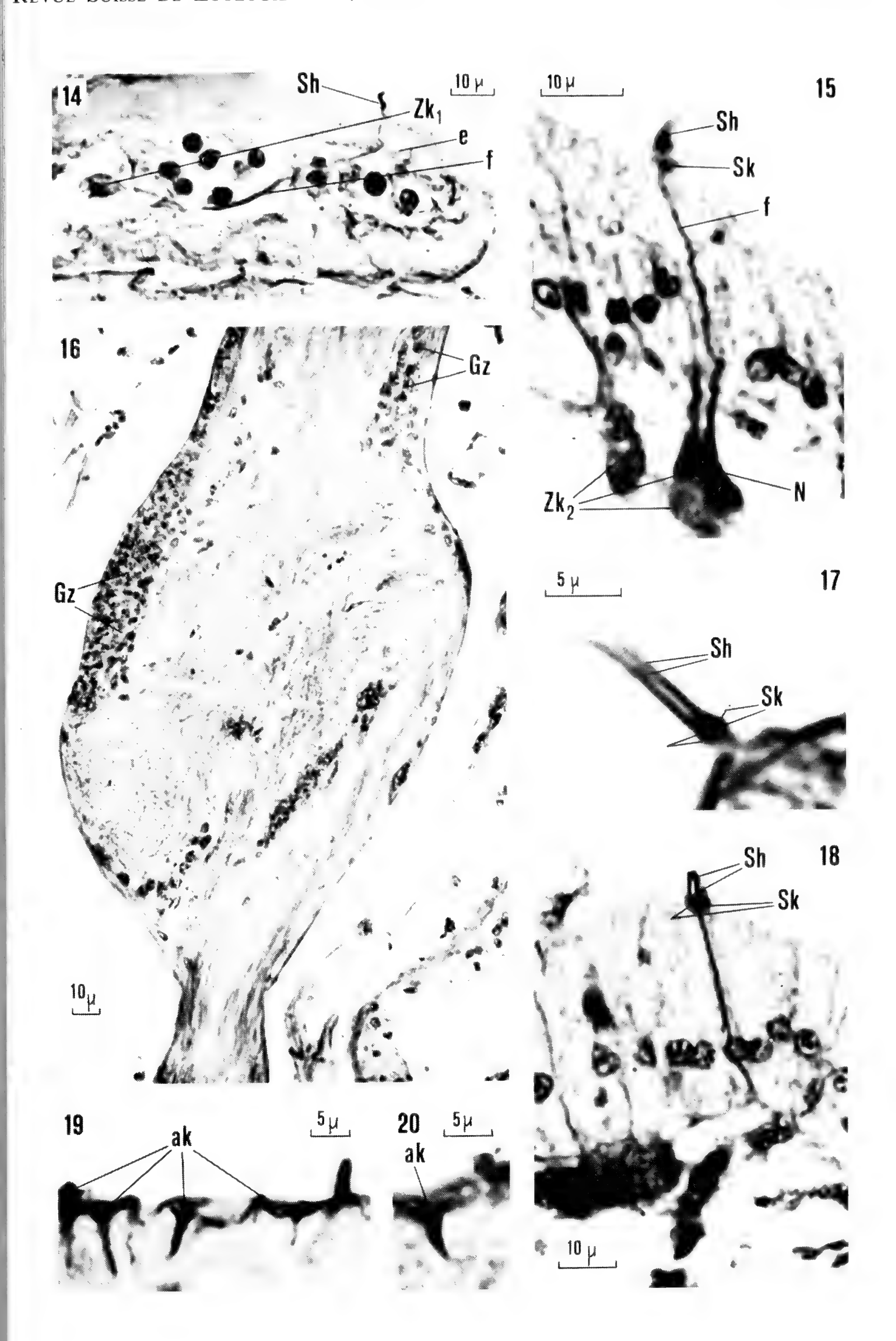
ABB. 15. *Hervia costai*: Fühler. Nerv mit eindringendem Fortsatz der Pinselzelle und ihn umgebenden Zellkörper der freien Nervenendigungen.

ABB. 16. *Hervia costai*: Rhinophorenganglion und abgehenden Nerven mit Ganglienzellen.

ABB. 17. *Hervia costai*: Dicht nebeneinander stehende Sinneskolben mit Sinneshaaren aus zwei Pinselzellen des Rhinophoren.

ABB. 18. *Hervia costai*: Gruppierung von zwei oder mehr Sinneskolben mit Sinneshaaren am Rhinophor.

ABB. 19. u. 20. *Spurilla neapolitana*: Rhinophor. Abweichende Sinneskolbenformen der Pinselzellen.


14
Sh
Zk1
e
f
10 µ
15
10 µ
Sh
Sk
f
N
Zk2
16
Gz
Gz
10µ
17
5 µ
Sh
Sk
18
Sh
Sk
10 µ
19
ak
5µ
20
5µ
ak

stark variierender Ausläufer zum ovalen, subepithelial gelegenen Zellkörper, von wo aus ein Fortsatz weiter ins Innere führt. Stark aberrante Pinselzellen, wie sie GARNAULT (1887) bei *Cyclostoma* gefunden hat, beobachtete ich nie. Ansätze zu aberranten Formen von Pinselzellen finden wir in Abbildungen 12 *a*, *d*, wo ein Teil der Verbindung zwischen Sinneskolben und Zellkörper stark verdickt ist. Eine weitere Abweichung finden wir auch im Bau der Sinneskolben. Es gibt Köpfchen, die flach sind und palettenförmig erscheinen (Abb. 12 *b*). Normalerweise sind sie nicht von den typischen Sinneskolben zu unterscheiden, sondern werden erst erkennbar, wenn sie durch Strömungen unter dem Deckglas mitgespült und dabei gedreht werden. Da diese Paletten erst beim Schwimmen erkannt werden, konnte ich nie solche mit Haarpinsel beobachten. Es ist aber zu bemerken, dass auch normale schwimmende Sinneskolben keine Pinsel mehr besitzen. Da auch in histologischen Präparaten Pinselzellen gefunden werden können, die keinen deutlichen Sinneskolben besitzen, ist anzunehmen, dass es sich hier um seitlich angeschnittene Paletten handelt. Diese sind aber deutlich mit Haaren versehen (Abb. 14).

Was die Verteilung und Gestalt der Pinselzellen betrifft, so finden wir in den histologischen Untersuchungen die mit dem Phasenkontrast am lebenden Tier gemachten Beobachtungen bestätigt. Präpariert wurden *Flabellina affinis*, *Hervia costai*, *Spurilla neapolitana* und *Trinchesia coerulea*.

Abbildung 13 stellt stark schematisiert die Situation der Pinselzellen und der später behandelten freien Nervenendigungen im Epithel dar. Sie erlaubt ein besseres Verständnis der photographischen Abbildungen.

Eine wichtige Feststellung, die aus den histologischen Untersuchungen gewonnen werden konnte, ist die Bestätigung der nervösen Natur der Pinselzellen. Auf sehr vielen Schnitten kann man die Verbindung zwischen den Pinselzellen und den feinen, terminalen Nervensträngen einwandfrei verfolgen. Diese Nervenstränge vereinigen sich weiter mit anderen Ästen zu den Hauptnerven, z.B. der Fühler oder der Rhinophoren, die ihrerseits in das Cerebral- oder Rhinophorenganglion münden. Abbildung 15 zeigt den von der Peripherie kommenden Fortsatz einer Pinselzelle, der in einen feinen Nervenstrang dicht unter dem Epithel eindringt, welcher von zahlreichen runden Nerven-Zellkörpern umgeben ist.

Der Sinneskolben und das Haarbüschel sind nicht so gut zu untersuchen wie am lebenden Objekt. So finden wir den Sinneskolben oft extrem nach aussen gedrückt (Abb. 17), manchmal ist er überhaupt nicht sichtbar (Abb. 11) oder das Haarbüschel ist verloren gegangen. Der Umstand, dass der Sinneskolben nicht sichtbar ist, mag darauf beruhen, dass die sehr tiefe Färbung des Haarbüschels den Übergang zum Sinneskolben verdeckt, sodass er durch seine nach aussen verschobene Lage als Teil des Haarbüschels erscheint. Ebenso sind seitlich angeschnittene palettenförmige Sinneskolben schwer vom Verbindungsstück zu unterscheiden.

Den Nervenfortsatz zwischen Pinsel und Zellkörper in einer Rhinophorenlamelle von *Spurilla neapolitana* sehen wir in Abbildung 11. Die Verhältnisse stimmen mit denen eines lebenden Präparates (Abb. 12*e*) überein. Auffällig ist hier allerdings die aussergewöhnliche Länge des Fortsatzes (vergleiche Abb. 12*c*).

Deutlich tritt in Abbildungen 17, 18 und 21 die Gruppierung von zwei oder mehr Sinneskolben in Erscheinung.

Auch in Präparaten finden sich Variationen in der Gestalt der Rezeptoren. In Abbildungen 19 und 20 sind leicht aberrante Sinneskolbenformen dargestellt, die zudem keine Haare besitzen, die aber wahrscheinlich durch die Behandlung verloren gingen. Als Bestätigung dieser Annahme betrachte ich Abbildung 21, wo ähnliche Formen mit Sinneshaaren zu sehen sind.

c. *Die freien Nervenendigungen.*

Im Epithel finden sich neben den Pinselzellen andere Rezeptoren, die sich in ihrer Gestalt und im Aufbau wesentlich von den ersten unterscheiden. Die bereits erwähnten runden Zellkörper, die zahlreich um die äusseren, feinen Nervenstränge angeordnet sind, senden Ausläufer ins Epithel, wo diese sich mehrmals verzweigen und schliesslich unter der äussersten cuticulaähnlichen

---

Hervia costai:

ABB. 21. Pinselzellengruppe aus der Cerata.

ABB. 22. u. 23. Freie Nervenendigungen mit napfartigen Bildungen und Zellkörpern im Epithel des Rhinophoren.

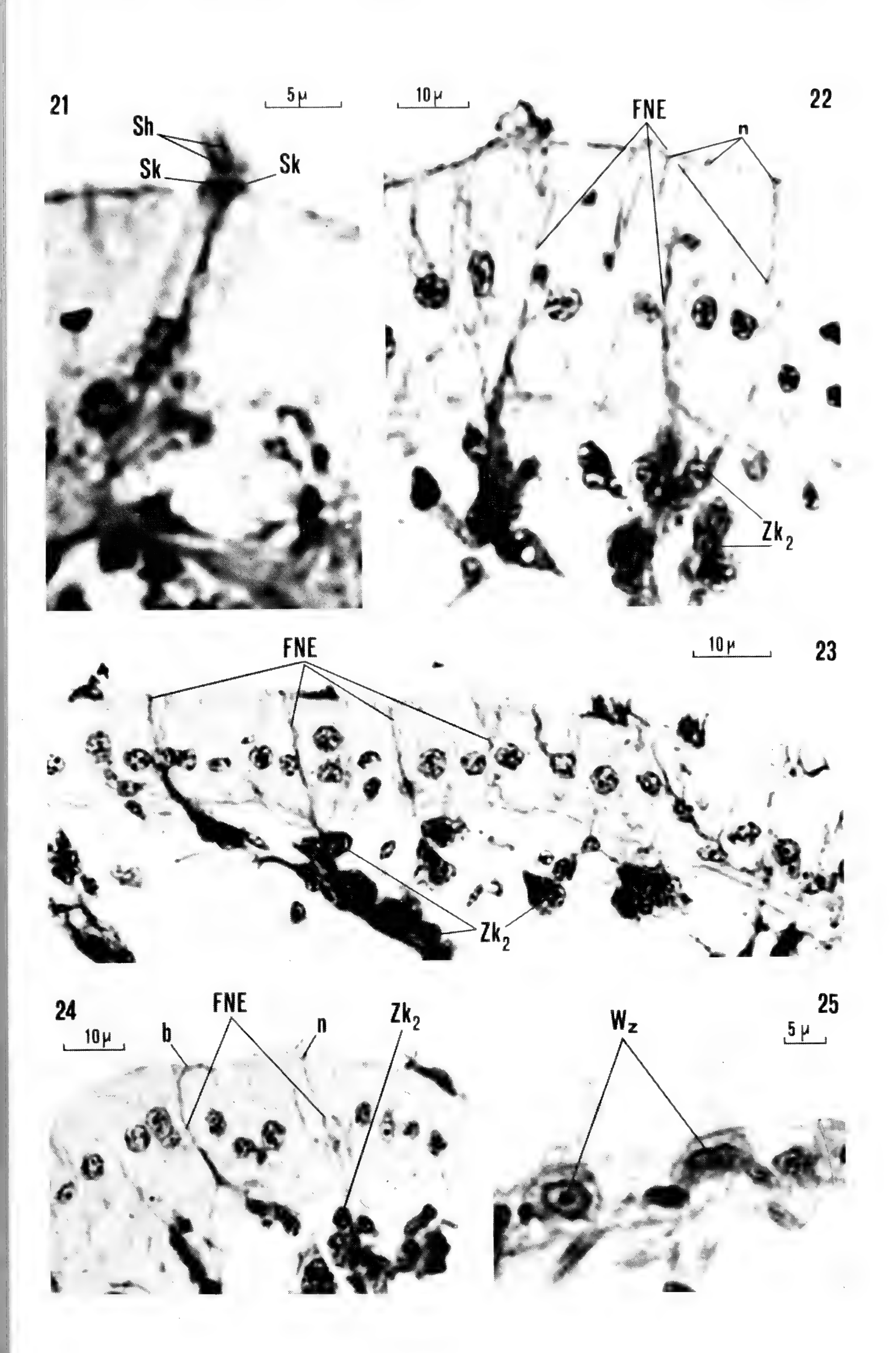
ABB. 24. Zwei gegeneinander gebogene freie Nervenendigungen.

Spurilla neapolitana:

ABB. 25. Flimmerzellen aus der Cerata (Azanfärbung).

Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen.

ak = Abweichende Sinneskolbenform.
b = Bogenbildende freie Nervenendigungen.
e = Epithel
f = Fortsatz.
FNE = Freie Nervenendigungen.
Gz = Ganglienzelle.
N = Nerv.
n = Napfartige Bildung der freien Nervenendigung.
p = Palette.
Sh = Sinneshaare der Pinselzelle.
Sk = Sinneskolben.
Wz = Wimperzelle.
Zk = Zellkörper.
Zk_1 = Zellkörper der Pinselzelle.
Zk_2 = Zellkörper der freien Nervenendigung.


21
5 μ
Sh
Sk
Sk
10 μ
FNE
22
n
Zk2
FNE
10 μ
23
Zk2
24
10 μ
b
FNE
n
Zk2
Wz
25
5 μ

Schicht, sich napfartig verbreiternd endigen (Abb. 22, 23), wie dies auch von MERTON (1920) bei *Tethys leporina*, *Aplysia punctata* und *Philine* beschrieben wurde.

Diese freien Nervenendigungen sind im Epithel der Fühler und Rhinophoren sehr zahlreich und treten dicht nebeneinander auf (Abb. 22). Freie Nervenendigungen und Pinselzellen entstammen den gleichen Nervensträngen (Abb. 13 und 15). Die Zellkörper der freien Nervenendigungen sind aber kuglig und viel zahlreicher als diejenigen der Pinselzellen, die im Schnitt oval sind. Abbildungen 14 und 22 zeigen die unterschiedliche Form der zwei Zellkörpertypen.

V. DISKUSSION DER ERGEBNISSE.

Ziel der vorliegenden Studie war es, den chemischen Sinn bei einer Reihe von Nudibranchierarten nachzuweisen, zu lokalisieren und die dafür verantwortlichen Rezeptoren zu identifizieren. Da die Nudibranchier eine wenig untersuchte Gastropodenordnung sind, mussten mehrere Vor- und Ergänzungsversuche gemacht werden, bevor das eigentliche Thema angegangen werden konnte. Da ihre Ergebnisse vielleicht in einem anderen Zusammenhang einmal von Interesse sein können, werden sie in der folgenden Zusammenfassung kurz mitgeschildert:

Glossodoris luteorosea, *Peltodoris atromaculata*, *Trinchesia foliata*, *Favorinus branchialis* reagieren im Gegensatz zu *Nassa reticulata* nicht auf Lösungen von Glykogen, Maltose und löslicher Stärke in Seewasser.

Jorunna tomentosa, *Polycera quadrilineata*, *Trinchesia foliata*, *Doto floridicola* und *Doto coronata* zeigen auf Skatol Schreckreaktionen.

Auf den typischen Duft- und Geschmackstoff Cumarin erfolgt ebenfalls eine Schreckreaktion. Die Konzentrationshöhe, die die Reaktion auslöst, ist artspezifisch verschieden. Mit der schwächsten Konzentration, die gerade noch beantwortet wird, wird die Empfindlichkeit der einzelnen Körperpartien getestet. Dabei ergibt sich: bei den Äolidacea *Spurilla*, *Cratena*, *Flabellina* sind Rhinophoren, Labialtentakel und Mundpartien am empfindlichsten; die Cerata reagieren schwächer, am geringsten die Fusssohle. Der kryptobranche Doridier *Glossodoris valenciennesi* antwortet mit den retraktilen Rhinophoren und Kiemen am empfindlichsten und schnellsten; *Peltodoris* mit den Rhinophoren, während die Kiemenantwort etwas schwächer ausfällt. Etwas schwächer, aber gleichfalls noch stark, reagieren bei beiden Arten Mundpartie, Labialtentakel und vorderer Mantelrand. Körperseiten, Fussohle und Rücken antworten kaum. Bei der phanerobranchen *Polycera quadrilineata* sind Mundpartie und Velumfühler am empfindlichsten, die nicht retraktilen Rhinophoren und Kiemen dagegen weniger. Rücken, Körperseiten und Fuss reagieren wieder am schwächsten.

Auf Chininsulfat und Chininbichlorat sind die Reaktionen bei allen getesteten Arten im wesentlichen dieselben wie auf Cumarin.

Futterextrakte bewirken Schreckreaktion, aber kein Fressverhalten.

Testreihen mit natürlichem Köder zeigen, dass es über die Anwesenheit eines chemischen Fernwahrnehmungssinnes keine Zweifel gibt. Bei diesen Testreihen wurde der in Vorversuchen nachgewiesene Lichteinfluss durch Arbeiten in Dunkelheit oder diffusem Licht ausgeschaltet und die rheotaktische Reaktion unter Kontrolle gebracht. Letzteres geschah, indem zunächst in Versuchen mit natürlichem Köder eine optimale Strömungsgeschwindigkeit ermittelt wurde, die ohne Köder bei optimaler Strömungsgeschwindigkeit positiv rheotaktisch reagieren. Sie beträgt bei *Spurilla* 33%, bei *Trinchesia* 10%, ist also gering. Unter den so geschaffenen optimal neutralen und kontrollierten Bedingungen kriechen 92% *Trinchesia granosa* gegen den Strom zum Köder, 74% *Spurilla*, 78% *Favorinus*, 80% *Flabellina*, 52% *Cratena*, 63% *Peltodoris* und 37% *Polycera*.

Amputationen von Fühlern und Labialtentakeln zeigen weiter, dass die Lokalisation des chemischen Fernwahrnehmungssinnes erhebliche artspezifische Unterschiede aufweist. Bei *Trinchesia granosa*, einer Art mit kleinen, geraden unlamellierten Rhinophoren, ist er nur unwesentlich in den Rhinophoren, zum grösseren Teil in anderen Körperpartien lokalisiert. Bei *Spurilla neapolitana*, einer Art mit reich lamellierten, grossen Rhinophoren und längeren Labialtentakeln, ist er zu seinem grössten Teil in diesen beiden Organen konzentriert. So reagieren *Spurilla neapolitana* mit Fühlern und Rhinophoren in Strömungsversuchen mit 74% der Fälle positiv. Ohne Rhinophoren reagieren 57%, ohne Labialtentakel 56% und von den Tieren, denen beide Organe amputiert wurden, 33% positiv.

Histologische Untersuchungen führen zur Identifikation von zwei Rezeptorentypen: Freien Nervenendigungen und Pinselzellen.

Während allein nach den histologischen Präparaten der Bau der Pinselzelle schwer räumlich zu rekonstruieren ist, zeigen zusätzliche Beobachtungen am lebenden Gewebe deutlich, dass bei allen Formvarietäten der Grundtypus der Pinselzellen derselbe ist: Die Zellen bestehen aus einem ovalen, subepithelial gelegenen Zellkörper, von dem aus ein mehr oder minder langer Fortsatz zum Ganglion ins Körperinnere führt. Ein zweiter, ebenfalls in der Länge variierender Fortsatz reicht zwischen den Epithelzellen zur Epidermisoberfläche, wo er sich zu einem apikalen Sinneskolben erweitert. Dieser trägt mehr oder minder lange und dichtstehende starre Sinneshaare. Sie sind in der Regel länger als das umliegende Wimperepithel, sodass sie als Büschel („Pinsel") über das Wimpernfeld hinausragen. Dieser Pinsel ist bei Opisthobranchiern FLEMMING (1870), TRINCHESE (1878, 1881), MAZZARELLI (1893), MERTON (1920), EALES (1921) und EDMUNDS (1966) aufgefallen. BERNHARD hat ihn im Osphradium verschiedener Gastropodengruppen beobachtet. Von den meisten Autoren wird jedoch nur ein Teil der Zellen, meist das Haarbüschel beschrieben. Nach meinen Beobachtungen im Phasen-

kontrast am lebenden Gewebe ist es sicher, dass dieses Büschel als Ganzes über das Epithel hinausragt, eine Situation, die für Wassergastropoden charakteristisch ist. Bei den Landgastropoden dagegen treten die Haare nicht mehr nach aussen und sollen sich innerhalb der Cuticula verzweigen, was als Schutzmassnahme in der veränderten Umgebung gedeutet wird.

Über die Funktion der Pinselzellen in den verschiedenen Ordnungen herrscht völlige Uneinigkeit. Ich meine, dass sie dem chemischen Sinn dienen.

Nehmen wir an, dass die Pinselzellen als taktile Rezeptoren dienten, so müssen wir die freien Nervenendigungen dem chemischen Sinn zuordnen, da nur diese zwei Typen von nervösen Rezeptoren in der Haut gefunden werden. Ihre Ähnlichkeit mit den freien Nervenendigungen anderer Tiergruppen lassen aber eher auf taktile Funktion schliessen. Die Pinselzellen hingegen liegen oft in dichten Wimperfeldern. Der Pinsel wird immer wieder von schlagenden Cilien berührt und erscheint schon deshalb für taktile Empfindungen ungeeignet. Für die chemorezeptorische Empfindlichkeit der Pinselzellen dürfte ihre Lage im Wimperepithel dagegen eher von Vorteil sein, da hier eine zusätzliche Eigenströmung besteht.

Aus den Amputationsversuchen geht hervor, dass Rhinophoren, Fühler und die Mundregion stärkere chemorezeptorische Funktion als der übrige Körper besitzen. Die histologischen Untersuchungen sowohl der lebenden Tiere als auch der gefärbten Schnitte, zeigen eine starke Konzentration der Pinselzellen gerade in diesen drei Kopfregionen, obwohl die Pinselzellen auch auf dem übrigen Körper vereinzelt vorkommen. Dies deutet auf eine Verbreitung der Chemosensibilität auf dem ganzen Körper hin, gleichzeitig aber auch auf das Bestehen eines starken Unterschiedes zwischen chemosensorischer Leistung der Kopf- und Mundregion.

Ausser den Amputationsversuchen bestätigen auch die Versuche mit chemischen Substanzen alle diese Annahme. Vorkommen der Pinselzellen und meine Beobachtungen über ihre Dichte in verschiedenen Körperregionen stimmen mit der Empfindlichkeit der entsprechenden Körperstellen auf chemische Reize überein, wobei wiederum Schwerpunkte bei Fühlern, Rhinophoren und Mundpartie liegen. Die Zuordnung der Pinselzellen zum chemischen Sinn scheint mir danach begründet zu sein.

Zusammenfassung

Der chemische Sinn der Nudibranchier ist bei 16 Arten aus dem Golf von Neapel untersucht worden. Versuche mit 7 verschiedenen Substanzen (S. 1339-1344) und Futterextrakten erweisen Rhinophoren, Labialtentakel und Mundregion als empfindlichste Körperregionen.

Testreihen mit natürlichem Köder unter kontrollierten Licht- und Strömungsbedingungen zeigen die Bedeutung des chemischen Sinnes für die Nahrungssuche bei allen untersuchten Arten.

Amputationen von Rhinophoren und Labialtentakeln bestätigen im allgemeinen die Ergebnisse der chemischen Versuche und zeigen, dass beiden Organen mit der Mundpartie eine Hauptrolle bei der Chemorezeption zufällt. Dieser Befund darf nicht verallgemeinert werden. Bei *Trinchesia granosa* spielen Rhinophoren und Labialtentakel für die Chemorezeption eine untergeordnete Rolle.

Histologische Untersuchungen führen zur Identifikation von zwei Rezeptortypen, den vermutlich taktilen freien Nervenendigungen und vermutlich chemorezeptorischen Pinselzellen.

Résumé

Le sens chimique des Nudibranches a été examiné chez 16 espèces du Golfe de Naples.

Des expériences avec 7 substances différentes (p. 1339-1344) et des extraits de substances alimentaires ont prouvé que les rhinophores, les tentacules labiaux et la région buccale sont les zones les plus sensibles. Des séries de tests avec des amorces naturels sous des conditions contrôlées de lumière et des courants d'eaux ont démontré le rôle du sens chimique dans la recherche de la nourriture.

L'amputation des rhinophores et des tentacules labiaux confirment en général les résultats des expériences et démontrent le rôle principal de ces organes ainsi que de la région buccale dans la chémoréception. Cependant, cette conclusion ne doit pas être généralisée. Chez *Trinchesia granosa*, rhinophores et tentacules labiaux jouent un rôle secondaire dans la chémoréception.

Des recherches histologiques mènent à l'identification de deux sortes de récepteurs: les terminaisons nerveuses libres, probablement siège de perceptions tactiles et les cellules à pinceaux, supposées chémorécepteurs.

Summary

The chemical receptors in Nudibranches are tested in 16 species from the Gulf of Naples.

Experiments with 7 different substances (see p. 1339-1344) and extracts of food prove that rhinophores, labial tentacles and mouth-region are the most sensitive zones.

Serial tests with natural baits under controlled conditions of light and water currents attest the importance of chemical stimuli in the search for food.

Amputation of rhinophores and labial tentacles confirm the results of the

other experiences and prove a first role of these organs combined with the mouth-region in chemoreception. This result must not be generalized: in *Trinchesia granosa*, rhinophores as well as labial tentacles have a secondary role in chemoreception.

Histological examination shows two types of receptors: free nerve-endings, probably responsible for tactile sensations and brush-cells supposed to transmit chemical stimuli.

LITERATURVERZEICHNIS

AGERSBORG, H. P. K. 1922. *Some observations on qualitative chemical and physical stimulations in nudibranchiate Mollusks, with special reference to the role of the „rhinophores"*. J. exp. Zool. 36: 423-444.

— 1925. *The sensory receptors and the structure of the oral tentacles of the nudibranch. Mollusks Hermissenda crassicornis.* Acta zool. 6: 167-182.

ALBRECHT, H. 1962. *Application of Betchaku's silver technic to the Nervous system of a marine Gastropod (Aplysia californica).* Stain Tech. 37: 255-257.

AREY, L. B. 1917. *The sensory Potentialities of the nudibranch rhinophore.* Anat. Rec. 11: 514-516.

— 1918. *The multiple sensory activities of the so-called rhinophore of Nudibranchs.* Am. J. Physiol. 46: 526-532.

BABA, K. 1937. *Contribution to the knowledge of a nudibranch Okadaia elegans.* Japanese J. Zool. 7: 147-190.

BAECHER, R. 1932. *Die Mikromorphologie von Helix pomatia und einigen anderen Stylommatophoren. Die Sinnesorgane.* Erg. Anat. Entwgesch. 29: 513-523.

BAGLIONI, S. 1913. *Die niederen Sinne.* Handb. vergl. Physiol. von H. WINTERSTEIN 4: 520-553.

BERNHARD, F. 1890. *Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches.* Ann. Sci. nat. (7) Zool. IX: 89-404.

BOLL, F. 1869. *Beiträge zu vergl. Histologie des Molluskentypus.* Arch. mikr. Anat. 5, Suppl. II: 1-108.

BORN, E. 1911. *Beiträge zur feineren Anatomie der Phyllirrhoë bucephala.* Z. wiss. Zool. 97: 105-197.

BRAAMS and GEELEN. 1953. *The preference of some nudibranchs for certain coelenterates.* Arch. néerl. Zool. 10: 241-264.

BROCK, F. 1926. *Das Verhalten des Einsiedlerkrebses Pagurus arrosos Herbst während der Suche und Aufnahme der Nahrung.* Z. Morph. Oekol. Tiere 6 (3).

— 1936. *Suche, Aufnahme und enzym. Aufspaltung der Nahrung durch Buccinum undulatum.* Zoologica 34 (92).

BROWN and NOBLE. 1960. *Function of the Osphradium in Bullia.* Nature London 188: 1045.

BUDDENBROCK, W. 1952. *Vergleichende Physiologie. Sinnesphysiologie.* Bd. 1. Birkhäuser, Basel.

BUERGIN-WYSS, U. 1961. *Die Rückenanhänge von Trinchesia coerulea.* Rev. suisse Zool. 68 (4): 461-582.

BULLOCK, T. H. 1953. *Predator recognition and escape responses of some intertidal gastropods in presence of starfish.* Behaviour 5: 130-140.

Bullock, T. H. and G. A. Horridge. 1965. *Structure and function in the nervous systems of invertebrates.* Freeman & Co., San Francisco and London.

Coan, E. 1964. *A note on the natural history of Pleurobranchaea spec.* Veliger 6: 173.

Cook, E. 1962. *A study of food choices of Rostanga pulchra and Archidoris montereyensis.* Veliger 4: 194-196.

Copeland, M. 1918. *The olfactory reactions and organs of the marine snails Allectrion obsoleta and Busycon canaliculatum.* J. exp. Zool. 25: 177-227.

Crofts, D. R. 1929. *Haliotis.* Proc. Lpool., Biol. Soc. 43: 120-136.

Crozier-Arey. 1919. *Sensory reactions of Chromodoris zebra.* J. exp. Zool. 29: 261-310.

Dakin, W. 1912. *Buccinum.* LMBC Memoirs, Liverpool.

Davis, R. A. and H. J. Fleure. 1903. *Patella.* LMBC Memoirs, Liverpool.

Demal, J. 1955. *Essai d'histologie comparée des organes chémorécepteurs des Gastéropodes.* Mém. Acad. Belg. Sci. 29 (2): 1-82.

Dijkgraaf, S. 1935. *Über Hautlichtempfindlichkeit bei Aplysia limacina.* Zool. Anz. 111: 254-256.

Dreyer, Th. 1910. *Über das Blutgefäss- und Nervensystem der Äolididae und Tritoniadae.* Z. wiss. Zool. 96: 373-418.

Dubois, R. 1890*a*. *Sur la physiologie comparée des sensations gustatives et tactiles.* C. R. Acad. Sci. Paris 110: 473-475.

— 1890*b*. *Sur la physiologie comparée de l'olfaction.* C. R. Acad. Sci. Paris 111: 66-68.

Eales, N. B. 1921. *Aplysia.* LMBC Memoirs, Liverpool 24.

Edmunds, M. 1966. *Protective mechanisms in the Eolidacea.* J. Linn. Soc. (Zool.) 46 (308): 27-72.

Fischel, A. 1908. *Über eine vitale und spezifische Nervenfärbung.* Z. wiss. Mikrosk. 25: 154-157.

Flemming, W. 1869. *Die haartragende Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken.* Arch. mikr. Anat. 5: 415-444.

— 1870. *Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken.* Arch. mikr. Anat. 6: 439-472.

— 1884. *Über Organe vom Bau der Geschmacksknospen an den Tastern verschiedener Mollusken.* Arch. mikr. Anat. 23: 141-147.

Fraenkel, G. 1927. *Über Photomenotaxis bei Elysia viridis Mont.* Z. vergl. Physiol. 6: 385-401.

Fraser and Rowell. 1963. *A general method for silvering invertebrate central nervous systems.* Quart. J. Micron Sci. 104: 81-87.

Frings, H. and C. 1965. *Chemosensory bases of food-finding and feeding in Aplysia juliana.* Biol. Bull. 128: 211-217.

Galati-Mosella, R. 1916. *Osservazioni sulla sensibilità chimica dei Molluschi.* Monit. zool. ital. 27: 7-32.

Garnault, P. 1887. *Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans.* Actes Soc. lin. Bordeaux 41: 96-110.

Gicklhorn, J. 1931. *Elektive Vitalfärbungen.* Ergebnisse Biologie 7: 549-685.

Gilchrist, J. D. F. 1898. *Notes on the minute structure of the nervous system of the Mollusca.* J. Linn. Soc. Zool. 26: 179-186.

Graber, V. 1889. *Über die Empfindlichkeit einiger Meertiere gegen Riechstoffe.* Biol. Cbl. 8: 743-754.

Haefelfinger, H. R. 1960. *Catalogue des Opistobranches de la Rade de Villefranche s/Mer et ses environs.* Revue suisse Zool. 67: 323-351.

— 1961. *Hervia costai.* Revue suisse Zool. 68: 207-217.

HAEFELFINGER, H. R. 1961. *Beiträge zur Kenntnis von Peltodoris atromaculata.* Revue suisse Zool. 68:331-343.

— 1962. *Quelques faits concernant la nutrition chez Favorinus branchialis et Stiliger vesiculosus.* Revue suisse Zool. 79: 311-316.

— et R. A. STAMM, 1958. *Limenandra nodosa, un Opistobranche nouveau de la Méditerranée.* Vie Milieu 9 (4): 418-423.

HANCOCK, A. 1852. *Observations on the olfactory apparatus in the Bullidae.* Am. Mag. nat. Hist. 9 (2): 188-190.

HANSTROEM, B. 1925. *Über die sogenannten Intelligenzsphären des Molluskengehirns und die Innervation des Tentakels von Helix.* Acta Zool. Stockh. 6: 183-277.

— 1926. *Einige Experimente und Reflexionen über Geruch, Geschmack und allgemein chemischen Sinn.* Z. vergl. Physiol. 4: 528-544.

— 1928. *Vergl. Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere.* Springer, Berlin.

HECHT, E. 1895. *Contribution à l'étude des Nudibranches.* Mém. Soc. zool. Fr. 8: 539-711.

HENNEGUY, L. F. 1925. *Contribution à l'histologie des Nudibranches.* Arch. Anat. microsc. 21: 400-468.

HENSCHEL, J. 1932. *Untersuchungen über den chemischen Sinn von Nassa reticulata.* Wiss. Meersuntersuch. Abt. Kiel NF 21 (2): 131-160.

HODGSON, E. S. 1955. *Problems in invertebrate chemoreception* .Quart. Rev. Biol. 30: 331-347.

HOFFMANN, H. 1932-39. *Opistobranchia. Teil I.* In BRONN'S: *Klassen und Ordnungen des Tierreiches.* Leipzig. Band 3: Mollusca: 489-640.

HULBERT and YONGE. 1937. *A possible function of the osphradia in the Gastropoda.* Nature 139: 840-841.

JORDAN, H. 1917. *Die Wahrnehmung der Nahrung bei Aplysia limacina und A. depilans.* Biol. Cbl. 37: 2-9.

KEMPENDORFF, W. 1942. *Über das Fluchtphänomen und die Chemoreception von Helisoma nigricans.* Arch. Moll. 74: 1-27.

KIECKEBUSCH, W. 1953. *Beitrag zur Physiologie des chemischen Sinnes von Helix pomatia.* Zool. Jb. Physiol. 64: 153-183.

KITTEL, R. 1956. *Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn bei den Gattungen Arion und Limax.* Zool. Anz. 157: 185-195.

KOEHLER, O. 1928. *Untersuchungsmethoden der allg. Reizphysiologie und der Verhaltensforschung an Tieren.* Methodik wissensch. Biol. 2: 846-925.

KOHN, A. J. 1961. *Chemoreception in Gastropod Mollusc.* Am. Zool. 1: 291-308.

KOLTHOFF, I. M. 1926. *Der Gebrauch von Farbindikatoren.* J. Springer, S. 143.

KRAUSE, R. 1926. *Enzyklopädie der mikrosk. Technik.* Urban & Schwarzenberg.

MAILLET, M. 1959. *Modification de la technique de Champy au tétraoxyde d'osmium-iodure de potassium.* C. R. Séanc. Soc. Biol. 153: 939-940.

MAZZARELLI, G. 1893. *Monografia delle Aplysiidae del Golfo di Napoli.* Mem. Soc. ital. Sci. (3) 4.

MERTON, H. 1920. *Untersuchungen über die Hautsinnesorgane der Mollusken.* Abh. Senckenb. naturf. Ges. 36 (4): 449-473.

MEYER, G. F. 1954-55. *Vergleichende Untersuchungen mit der supravitalen Methylenblaufärbung am Nervensystem wirbelloser Tiere.* Zool. Jb. Anat. 74: 339-400.

MICHELSON, E. H. 1960. *Chemoreception in the snail Australorbis glabratus.* Am. J. trop. Hyg. 9: 480-487.

MOQUIN-TANDON, G. 1851. *Mémoire sur l'organe de l'odorat chez les Gastérop. terrestres et fluviatiles.* Ann. Sci. nat. (3) 15: 151-165.

NAGEL, W. 1894. *Vergleichende physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssin und ihre Organe.* Bibl. Zool. 18: 1-204.

PAINE, R. T. 1963. *Food recognition and predation on Opisthobranchs by Navanax inermis.* Veliger 6: 1-8.

PANTIN, C. F. A. 1946. *Notes on microscopical technique for zoologists.* Univ. Press, Cambridge.

PETERS, A. 1955. *Experiments on mechanism of silver staining.* Quart. J. microsc. Sci. 96: 84-115, 301-315.

PLATE, L. 1924. *Allg. Zool. u. Abstammungslehre.* II Teil. Fischer, Jena.

PRUVOT-FOL, A. 1954. *Mollusques Opisthobranches.* Faune de France. 58. Paris.

RETZIUS, G. 1892. *Das sensible NS der Mollusken.* Biol. Unters. NF 4: 11-18.

— 1895. *Das sensible NS der Mollusken.* Biol. Unters. NF 9: 94-96.

ROMEIS, B. 1948. *Mikroskopische Technik.* Leibniz Verlag. München.

SAMUEL, E. P. 1953. *Towards controllable silver staining.* Anat. Rec. 116: 511-517.

— 1953. *Impregnation and development in silver staining.* J. Anat. 87: 268-277.

SIMROTH, H. 1882. *Über das Geruchsorgan der Permancella olivieri.* Zool. Anz. 5: 472-475.

— 1896-1907. *Prosobranchia.* In BRONN's: *Klassen und Ordnungen des Tierreiches.* S. 298-322.

SIMROTH, H. und H. HOFFMANN. 1928. *Pulmonata.* In BRONN's: *Klassen und Ordnungen des Tierreiches.* Leipzig. S. 220-232.

SMIDT, H. 1899. *Die Sinneszellen der Mundhöhle von Helix pomatia.* Anat. Anz. 16: 577-584.

— 1900. *Nachtrag zu dem Aufsatze: „Die Sinneszellen der Mundhöhle von H. pomatia".* Anat. Anz. 17: 170-172.

— 1902. *Die intraepithelialen freien Nervenendigungen bei Helix und ihre Beziehungen zu Sinneszellen und Drüsen.* Anat. Anz. 20: 495-506.

SPENGEL, J. W. 1881. *Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken.* Z. wiss. Zool. 35; 333-383.

SCHMEKEL, L. 1966. *Zwei neue Arten der Familie Cuthonidae aus dem Golf v. Neapel: Trinchesia granosa und Tr. ocellata.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 35: 13-28.

SCHULZ, F. 1938. *Bau und Funktion der Sinneszellen in der Körperoberfläche v. Helix pomatia.* Z. Morph. Ökol. Tiere 33: 555-581.

SCHUT, L. W. 1919. *Recherches sur les fonctions des organes des sens chez un escargot terrestre (Helix aspersa).* Arch. néerl. Physiol. 4: 23-30.

STEHOUVER, H. 1952. *The preference of the slug Aeolidia papillosa for the Sea-Anemone Metridium senile.* Arch. néerl. Zool. 10: 161-170.

STEINMANN, P. 1930. *Vom Orientierungssinn der Tricladen.* Z. vergl. Physiol. 11: 160-172.

STORK, H. A. 1934. *Beiträge zur Histologie und Morphologie des Osphradiums.* Arch. néerl. Zool. 1: 71-99.

TARDY, J. 1962*a*. *Observations et expériences sur la métamorphose et la croissance de Capellinia exigua.* C. R. Acad. Sci. Paris 254: 2242-2244.

— 1962*b*. *Cycle biologique et métamorphose d'Eolidina alderi.* C. R. Acad. Sci., Paris 255: 3250-52.

THOMPSON, T. E. 1958. *Embryology and post-larval development of Adalaria proxima.* Phil. Trans. R. Soc. B 242: 1-58.

— 1962. *Ontogeny of Tritonia hombergi.* Phil. Trans. R. Soc. B 245: 171-218.

— 1964. *Grazing and the life cycles of British Nudibranches.* In: D. J. Crisp, Blackwell, Oxford, in Grazing in terrestrial and marine environments, Oxford.

TRINCHESE, S. 1878. *Anatomia e fisiologia della Spurilla neapolitana.* Mem. Accad. Sci. Ist. Bologna (3) 9.

— 1881. *Aeolididae e famiglie affini del porto di Genova.* Mem. Sci. fis. mat. nat. 11.

VAN CAMPENHOUT, E. 1953. *An ammoniated silver carbonate technic for nervous structures in mounted paraffin sections.* Stain Tech. 28: 195-200.

VAN HAAFTEN and VERWEY. 1960. *The role of water currents in the orientation of marine animals.* Arch. néerl. Zool. 13: 493-499.

WOELPER, Ch. 1950. *Das Osphradium der Paludina vivipara.* Z. vergl. Physiol. 32: 272-286.

WREDE, W. L. 1929. *Versuche über die Chemoreception bei Eupagurus bernhardus.* Tijdschr. nederl. dierk. Vereen. I. 21: 109-112.

ZIESMER, Ch. 1951-52. *Eine Verbesserung der Silberimprägnierung nach Bodian.* Z. wiss. Mikrosk. 60: 57-59.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 1381
Tome 79, fasc. 4, nº 63: 1381-1469 — Février 1973

Biologie der lacriphagen Lepidopteren in Thailand und Malaya

von

Hans BÄNZIGER

Mit 70 Textabbildungen und 12 Tabellen

1. EINLEITUNG UND DEFINITION

Als lacriphage (augenbesuchende oder tränensaugende) Schmetterlinge werden Arten bezeichnet, welche als Imagines an ihren Wirten Tränenflüssigkeit an den Augen oder an den Wangen — wo sie oft herunterfliesst — aufnehmen. Die meisten Arten saugen daneben aber auch andere tierische Sekrete und Exkrete am Rumpf, am Boden, oder an Gegenständen, wo sie abgestrichen wurden, und Nektar.

Über lacriphage Lepidopteren ist erstmals 1904 aus Südamerika (Paraguay) berichtet worden (Shannon, 1928); sie wurden dann auch in Afrika (de Joannis, 1911) und in Asien (Büttiker, 1959) nachgewiesen. Sie kommen fast nur in den

Tropen vor. Es handelt sich vornehmlich um Geometriden, Pyraliden und Noctuiden, aber auch eine Notodontide und möglicherweise eine Sphingide (Shannon, 1928) gehören dazu. Die befallenen Wirte zählen hauptsächlich zu den Huftieren. Wegen der bei diesen oft auftretenden Augenkrankheiten sind tränensaugende Falter verschiedentlich als potentielle Krankheitsüberträger verdächtigt worden und da sie gelegentlich auch den Menschen befallen (Bänziger, 1966) könnten sie ausser von wissenschaftlichem Interesse auch von human- und veterinärmedizinischer Bedeutung sein.

Die bis jetzt erschienenen Arbeiten über lacriphage Schmetterlinge enthalten, ausser einigen Arbeiten von Büttiker (1959, 1967 *a*) meist nur fragmentarische Angaben über das Vorkommen einzelner Arten in verschiedenen Ländern (Zusammenfassung in Tabellen 1 und 2), über die befallenen Wirte und die in den betreffenden Gebieten vorkommenden Pflanzenassoziationen; zudem sind sie das Resultat nur kurzfristiger Untersuchungen.

In der vorliegenden Studie wird der Versuch einer Darstellung der Biologie der adulten lacriphagen Lepidopteren unternommen. Sie beruht zur Hauptsache auf den Resultaten eines 22-monatigen (1965—67) Studienaufenthaltes in Thailand[1] und Malaya [2], wo Feldbeobachtungen gemacht und Material für spätere Untersuchungen in Zürich gesammelt wurden.

Schon Büttiker (1967 *a*) hat festgestellt, dass die lacriphage Ernährungsweise der einzelnen Arten verschieden ausgeprägt ist und hat eine Einteilung in drei Gruppen vorgenommen. Auf Grund unserer eigenen Untersuchungen möchten wir eine leicht modifizierte Einteilung und anderseits Bezeichnungen für die einzelnen Gruppen vorschlagen, die hier definiert werden sollen.

Eulacriphage Falter sind Falter, die an ihren Wirten ausschliesslich Tränenflüssigkeit aufnehmen und zwar direkt am Auge.

Hemilacriphage Falter sind Falter, die vornehmlich Tränenflüssigkeit direkt am Auge oder weiter unten an den Wangen, sowie Sekrete und/oder Blut am Rumpf ihrer Wirte aufsaugen; an Pflanzen abgestrichene Sekrete, gegärter urin- und kothaltiger Schlamm („Dreck") und Nektar können ebenfalls aufgenommen werden.

Oligolacriphage Falter sind Falter, die nur gelegentlich oder ausnahmsweise Tränenflüssigkeit aufnehmen, meist aber Sekrete und/oder Blut irgendwo am Rumpf des Wirtes oder da, wo sie abgestrichen wurden, sowie oft „Dreck" und wahrscheinlich Nektar saugen.

---

[1] Unterstützt durch ein Stipendium der Thailändischen Regierung im Rahmen eines UNESCO Programms.

[2] Unterstützt durch den Albert Barth Fond der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich.

2. METHODEN

a) Feldarbeiten. Zur Abklärung der Frage nach der Verteilung und dem Wirtsspektrum der lacriphagen Schmetterlinge wurden Freilandbeobachtungen in verschiedenen Gegenden und Biotopen des Landes durchgeführt. Als günstigste

ABB. 1.
Beim nächtlichen Sammeln von zoophilen Lepidopteren im Dschungeldickicht (Lampang 3). Eingekreist sind hautsekretsaugende Falter.

Untersuchungsorte haben sich die in Wäldern oder an deren Rande gelegenen Dörfchen herausgestellt, weil lacriphage Falter an den Wald gebunden zu sein scheinen. In den interessanten Gebieten der Bergstämme (Karen, Miao, Lawa) konnten wegen der Abgelegenheit der Orte und wegen Verständigungsschwierigkeiten nur wenige Exkursionen unternommen werden. Da alle bisher bekannten Arten nur nachts aktiv sind, müssen zu diesem Zweck geeignete Wirtstiere während der Nacht nach Faltern abgesucht werden (Abb. 1). Als Lichtquelle diente eine Taschenlampe, wobei darauf zu achten war, dass Wirte und Augenbesucher wenig

gestört wurden. Festgestellt wurden Art und Anzahl der vorhandenen Schmetterlinge (die eigentliche Bestimmung konnte oft erst nachträglich anhand der mitgebrachten Belegexemplare durch Spezialisten des British Museum vorgenommen werden und ist zum Teil nocht nicht abgeschlossen), ihr Verhalten beim Aufsuchen des Wirtes und bei der Nahrungsaufnahme. Letzteres verlangt Beobachtung aus möglichst geringer Distanz, was nur bei einigermassen vertrauten Wirten möglich ist. Bei Beobachtungen an Haustieren war deshalb die Mithilfe von Einheimischen, die ihre Tiere beruhigen konnten, von grossem Nutzen. Während hartnäckige Tränensauger von Hand am Auge gefangen wurden, bewährte sich das Netz für scheue Falter. Als günstig erwiesen sich die in Ställen, unter Dächern oder im Freien nächtigenden, kleineren, mit dem Menschen vertrauten Haustierbestände in den Dschungeldörfern. Hier nahm die anfängliche Scheuheit, sowie das Kläffen der wütenden siamesischen Hunde, die dem Vieh grossen Schrecken einjagten, dank den ständig wiederholten Besuchen allmählich ab, während in grossen Zuchtfarmen das im Freien gehaltene Vieh immer unnahbar blieb. Wildtiere wurden in zoologischen Gärten untersucht, welche sich recht günstig erwiesen, sofern sie sich in einem einigermassen natürlichen Biotop befanden; gefährliche Wildtiere konnten allerdings nur von ausserhalb der Käfige beobachtet werden.

Durch in der Nähe der Wirte aufgestellte Lichtfallen (Petrollampen) und durch Absuchen an anderen Lichtquellen (Neonröhren, Glühbirnen) wurde versucht, zusätzliches Material von lacriphagen Faltern zu erhalten, welche jedoch kaum oder nicht angezogen wurden. Ferner wurden, wenn auch nur sporadisch, Blüten auf den Besuch durch lacriphage Schmetterlinge kontrolliert.

In geringem Mass wurden auch Markierungen an Faltern vorgenommen. Hierzu wurden die Tiere an den Flügeln mit in 96% Alkohol gelöstem Kristallviolett gekennzeichnet. Auch wurden an Ort und Stelle frische Falter seziert und Ausstriche des Darminhaltes hergestellt (Abschnitt b), Organe für spätere Untersuchungen im Labor fixiert (Abschnitt d) und die wässrige Ausscheidung der Falter auf Objektträgern gesammelt. Wegen Untersuchungen am Menschen als Wirt siehe Kapitel 5.3.

b) Ausstriche von Darminhalten. Da hiermit neben Leukozyten, Mikroorganismen, Epithelzellen und Pollen vor allem das Vorhandensein von Blut geprüft werden sollte, die Erythrozyten auf mechanische und chemische Einwirkungen aber sehr empfindlich sind, wurden zu diesem Zweck an den Augen gefangene Falter gleich im Felde seziert und deren Mageninhalt auf Objektträger ausgestrichen und trocknen gelassen. Am folgenden Morgen wurde mit Methanol fixiert und nach Giemsa gefärbt (ROMEIS, 1948).

c) Rüsselpräparate. Für die mikroskopische Untersuchung sind gerade ausgestreckte Rüssel am günstigsten. Derartige Präparate werden erzielt, indem ein frischer Rüssel in dieser Lage mit möglichst wenigen Minutiennadeln auf

einer glatten Paraffinunterlage festgehalten wird. Dann wird darüber 5%iger, flüssiger (50—60° C), besonders klarer Agar gegossen, den man durch Schräghalten der Unterlage soweit abfliessen lässt, bis nur eine ganz dünne Schicht den Rüssel bedeckt. Nach dem Erstarren des Agars werden die Minutien entfernt, die Agarschicht auf ein Rechteck zugeschnitten, diese durch Unterschieben der schräg gehaltenen Pinzette von der Unterlage gelöst und auf einen Objektträger gebracht. Bevor der Agar mit einem Deckglas bedeckt wird, werden allfällige Unebenheiten mit der Rasierklinge abgeschnitten; dann wird Faure'sches Einbettungsmittel (Faure, 1910) an einer Seite durch Kapillarwirkung unter das Deckglas einsickern gelassen, bis alle Zwischenräume ausgefüllt sind. Dank des Agars behält der Rüssel seine ursprüngliche Form bei. Die Faure'sche Flüssigkeit gleicht die Dichteunterschiede vortrefflich aus, sodass selbst die Ölimmersion für die Betrachtung verwendet werden kann.

d) Schnittpräparate. Diese erlauben die Lokalisierung der oben gennanten Gebilde in den verschiedenen Abschnitten des Verdauungstraktes. Fixierung in Carnoy diente vor allem für den Nachweis von Bakterien, während für Erythrozyten und das freie Hämoglobin die Fixierung nach Slonimski und Lapinski benutzt wurde, denn die im Carnoy enthaltene Essigsäure zersetzt das Hämoglobin (Romeis, 1948). Brauchbare Schnitte (3—20 μ Dicke) gelangen nur nach einer speziellen Einbettungsmethode (Wigglesworth, 1959): 5%iger Agar, Alkoholreihe bis zum 70%igen Alkohol, Cellosolve, Esterwachs. Die in Carnoy fixierten Objekte wurden panoptisch nach Pappenheim gefärbt, die nach Slonimski und Lapinski fixierten mit Benzidinreagens und Kernechtrot (Romeis, 1948).

e) Nachweis von Proteinasen. Für die Untersuchung der Verdauungstätigkeit wurden lebende Tränensauger von einem thailändischen Bauern, der sie an seinem Vieh in Nordthailand sammelte, per Express-Flugpost in 1 × 5 cm Tuben mit feuchter Watte nach Zürich verschickt, wo bei ihrer Ankunft nach 5—7 Tagen ½—⅓ der Tiere noch lebten. Sie konnten jedoch nur mit grösster Schwierigkeit zum Aufnehmen von etwas Flüssigkeit gebracht werden, sodass die Klistiermethode angewandt wurde (Freyvogel und Jaquet, 1965). Mittels eines fein ausgezogenen, an der Spitze rund geschmolzenen Glasröhrchens wurde eine Tränensurrogatlösung (660 mg NaCl/100 ml H_2O, Eieiweiss nur in Spuren, damit die Fermente nicht gleich erschöpft werden, 38° C) mit einer Spritze durch den Anus in den Mitteldarm hineingespritzt. Nach 1—2 Stunden wurden die Falter seziert und der Mageninhalt auf einen geschwärzten photographischen Film gegeben. Dieser wurde eine Stunde bei 30° C inkubiert. Das Vorhandensein von Proteinasen wurde als positiv bewertet, wenn nach Abwaschen des Filmes die Gelatineschicht der betreffenden Stelle aufgelöst war, d.h. durchsichtig erschien.

f) Zuchtversuche. *Lobocraspis griseifusa*, *Arcyophora sylvatica*, *Filodes fulvidorsalis* und verschiedene Arten von *Pionea* und *Hypochrosis* wurden in

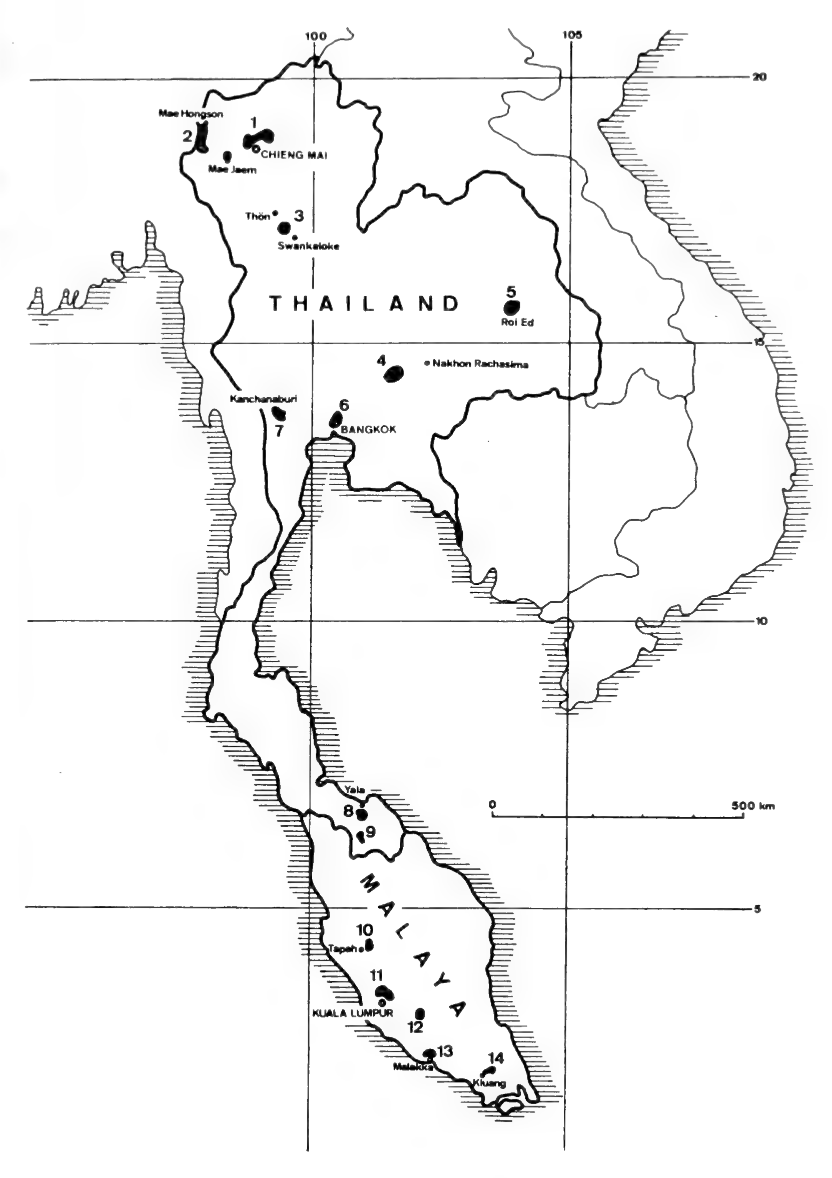


ABB. 2.
Karte der Sammelgebiete.

kleinen bis sehr grossen (5 m^3) Käfigen gehalten, in welche Zweige der wichtigsten Baumarten (*Terminalia*, *Shorea*, *Pentacme* u.a.m.), feuchte Frottiertücher, Blüten, mit Honigwasser oder Tränenflüssigkeit befeuchtete Watte gestellt wurden. Es wurde jedoch in keinem Fall eine Eiablage erzielt, obwohl die Sektion zeigte, dass die Tiere reife Ovarien hatten.

3. SAMMELGEBIETE (Abb. 2)

Das Untersuchungsgebiet lässt sich klimatisch in zwei deutlich verschiedene Regionen einteilen: jene des tropischen Monsunklimas, also mit einer Trockenzeit (Mittelthailand, Nordostthailand und Nordthailand) und jene des ständig feuchten Tropenklimas (Südthailand und Malaya).

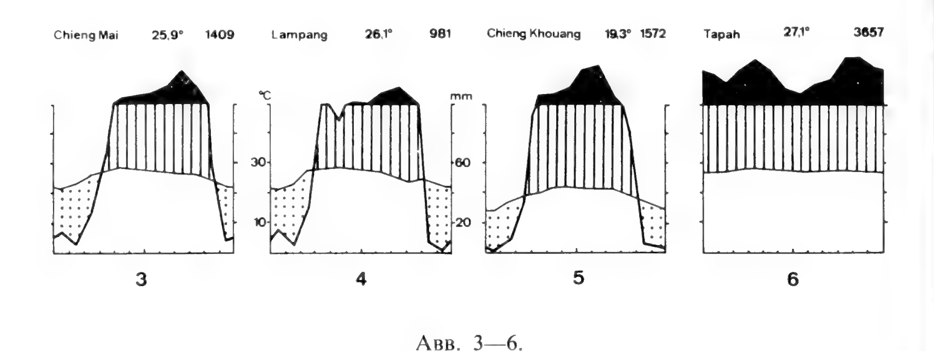


Abb. 3—6.

Klimadiagramme (gezeichnet nach Walter und Lieth, 1960). Dünne Kurve: mittl. Monatstemperatur. Fette Kurve: mittl. monatl. Niederschläge. Schwarze Fläche: mittl. monatl. Niederschläge über 100 mm (Massstab auf $^{1}/_{10}$ reduziert). Punktierte Fläche: trockene Monate. Schraffierte Fläche: feuchte Monate. Zahlen oben rechts und Mitte: Jahresmittel von Niederschlag und Temperatur. Monate auf der Abszisse.

Die folgende Liste der Untersuchungsorte enthält Angaben über deren Lage (Zahlen in Klammern beziehen sich auf die Karte der Abb. 2), Klima (Abb. 3—6), Vegetation, die Zeit der Untersuchung (römische Zahlen: Monate) und eventuell über die untersuchten Wirte, sofern darüber nichts Näheres im Kapitel 5.2.2. gesagt wird.

Nordthailand

Gebiet von *Chieng Mai* (314 m) (1) (Abb. 3). Obwohl in diesem Bergland die Trockenzeit 4—5 Monate dauert, sind wegen der häufigen Nebel- bzw. Taubildung weniger als 60 Tage physiologisch trocken (Gaussen et al., 1967).

Die Vegetation des Doi Suthep (Abb. 7), des heiligen Berges westlich Chieng Mai, ist folgendermassen gegliedert (Küchler und Sawyer, 1967): 1. Talgrund mit tropophyllen Bäumen *(Butea monosperma, Casearia grewiaefolia, Streblus asper, Bambusa arundinacea, Calycopteris floribunda, Mimosa invisa)*; 2. unterer Berghang, 400—1000 m, mit tropophyllen Bäumen *(Dipterocarpus obtusifolius, Pentacme suavis, Terminalia mucronata, Shorea obtusa)* und einigen Bambussen;

3. oberer Berghang, 700—1600 m, mit immergrünen und einigen tropophyllen Bäumen *(Castanopsis acuminatissima, C. argyrophylla, Dipterocarpus costatus)*, sowie Nadelbäumen *(Pinus merkusii)*. Dazu kommt noch die Kulturvegetation mit verschiedenen Nutzpflanzen.

Untersuchungsorte: *Zoo* (1*a*) in lichtem Wald am östlichen Fusse des Doi Suthep (X, 1965; V, 1966 — II, IV, 1967). *Cattle Breeding Station* (1*b*), einige

Abb. 7.

Monsunwald auf 900 m am Doi Suthep bei Chieng Mai. Oben der berühmte Tempel.

hundert Meter N von (1*a*) mit ängstlichen Rindern auf weiten Wiesen (X, 1965; V, VII, 1966). *Farm von Herrn C. Thinlacs* (1*c*) (Abb. 8), einige hundert Meter N von (1*b*), in Waldlichtung, Tiere unter Grasdächern; Boden bei nassem Wetter schlammig und mit Viehexkreten vermischt (V—XII, 1966; I, II, IV, 1967). *Soonklang Karieng* (Ausbildungszentrum für Angehörige des Karenenstammes) (1*d*), einige hundert Meter N von (1*c*), in grosser Waldlichtung (XII, 1966—II, IV, 1967). Farmen von *Mae Yoak* (1*e*) und *Mae Sa* (1*f*), 8 bzw. 11 km N Chieng Mai, mit sehr ängstlichen Tieren auf sehr grossen Weiden (V, VI, VIII, XI, 1966). *Chang Mieng* (1*g*), eine Endstation von Rinderkarawanen, und *Ban Dok Däng* (1*h*), 20 km E von Chieng Mai auf der entgegengesetzten Seite der Ebene, in savannenartiger Landschaft (VIII, 1966—I, 1967). *Ban Pong Cum* (1*i*), 8 km E von (1*h*), in Lichtung weiter Wälder (VIII, 1966). *Mae Jo* (1*k*), 19 km NE Chieng Mai inmitten von Reisfeldern (X, XI, 1965; V, VII, VIII, 1966).

Gebiet von *Mae Hongson* (2). Klima und Vegetation wahrscheinlich ähnlich denen von Chieng Mai, aber wohl montaner. Untersuchungsorte: Dschungeldörfchen von *Ban Huey Pong*, *Ban Makok*, *Ban Klang*, *Ban Huey Khi*, *Ban Düa* und drei verschiedene Stellen des Flusses *Mae Surin* entlang der burmesischen Grenze, wo die 5 Tragelefanten einer deutschen geologischen Expedition, an

ABB. 8.

Farm von Herrn C. Thinlacs (1*c*). Nachts wird das Vieh unter dem Pfahlhaus (links) und unter den Dächern (rechts) gehalten.

der ich teilnahm, im Dickicht des sekundären Dschungels untersucht wurden (I, 1967).

Gebiet von *Lampang* (Abb. 4), die südlichen Ausläufer der mit lichten Dipterocarpaceenwäldern bedeckten nordsiamesischen Gebirge einnehmend. Untersuchungsort: *Ban Rin* (3) (Abb. 1), auf halber Strecke der Dschungelpiste Thön-Swankaloke, mit 6 Elefanten im Dickicht des sekundären Dschungels (XI, 1965).

Nordostthailand

Gebiet von *Muag Lek* (150—200 m, Klima ähnlich Abb. 5). Seichtes Hügelgebiet mit lichten Dipterocarpaceenwäldern (GAUSSEN et al., 1967). Vorherrschende Baumarten: *Dalbergia cara*, *D. nigrescens*, *Pterocarpus macrocarpus*, *Dipterocarpus alatus* und *Hopea odorata* (persönliche Mitteilung von Förstern

der Kasetsart Universität). Der Unterwuchs dieser Wälder wird während jeder Trockenzeit angezündet.

Untersuchungsorte: *Thai-Danish Dairy Farm* (4*a*) mit sehr ängstlichem Vieh auf mehrere Hektaren grossen Weiden (VIII, 1965; I, II, 1966). *Ban Nong Yang* (4*b*), in Savannenlandschaft, mit Vieh unter Pfahlhäusern (III, 1966). *Ban Mag* (4*c*), zwischen Reisfeldern, lichten Wäldern und immergrüner Vegetation entlang eines Flusses (I—III, 1966).

Malaya

Unser im westlichen Zentralmalaya gelegenes Arbeitsgebiet gehört zur tropischen Regenwaldzone (Abb. 6); genauere Angaben über die Pflanzenassoziationen dieses Gebietes sind uns aus der Literatur nicht bekannt geworden.

Untersuchungsorte: *Tapah* (10), neben Kautschukplantagen und Wäldern auf den Hängen (III, 1967). *Sungei-tua* (11*a*), 15 km NW Kuala Lumpur, unweit von sekundärem Dschungel (III, IV, 1967). *Zoo* (11*b*), 15 km NE Kuala Lumpur, umgeben von Kautschukplantagen und sekundärem Dschungel (III, IV, 1967). *Ulu Klawang* (12), zwischen Hügeln mit Regenwäldern und wenig Kulturland (III, 1967).

In einer Reihe weiterer Ortschaften wurden keine Tränensauger gefunden. In Roi-ed (5), Bangkhen (6*a*) und Dusit Zoo (6*b*) ist die natürliche Vegetation über sehr weite Flächen vollkommen verschwunden und durch Kulturen ersetzt worden. Unweit Roi-ed wurden jedoch einige nicht näher bestimmte Falter an den Augen von Rindern beobachtet (Pinger, persönliche Mitteilung). Bei Kanchanaburi (7), Rahman (8), Ban Külong (9), Malakka (13) und Kluang (14) herrschte zum Teil eine üppige, einigermassen natürliche Vegetation. Der negative Befund mag sowohl auf die während der Untersuchungszeit sehr ungünstige Witterung als auch auf die kurze Untersuchungsdauer zurückzuführen sein.

4. FAUNISTISCHER TEIL

4.1. Schon bekannte lacriphage oder als solche vermutete Lepidopteren

Früher sind leider sehr oft Falter, die auf dem Rumpf von Säugern oder fliegend in deren nächsten Umgebung beobachtet wurden, gleich als lacriphage Schmetterlinge bezeichnet worden. Im Verlaufe unserer Untersuchungen ist es jedoch klar geworden, dass viele Tränensauger nur gelegentlich die am Auge vorkommende Flüssigkeit, meist aber andere tierische Sekrete (Kapitel 5.1.9.) am Wirte selbst oder am Boden oder da, wo sie abgestrichen wurden, aufnehmen. Darüber hinaus saugen viele am Rumpf oder in der Nähe von Säugern vorkom-

TABELLE 1

Bekannte lacriphage oder als solche vermutete Lepidopteren

Art	Ort	Autor/Beobachter	Bemerkungen
GEOMETRIDAE			
Pergama polygonaria H.-S.			
Pergama speciosata GN.			
Pergama pumaria FELD.			
Meticulodes xylinaria GN.	Argentinien	Shannon, 1927	Keine Angaben, welche Arten an den Augen, welche am Rumpf und welche in der Umgebung von Pferden gesammelt wurden
Pero stolidata GN.			
Pero maculicosta WARR.			
Dichromatopodia deflexa WARR.			
Pterocypha tabascana SCHAUS.			
3 unbekannte Geometriden	Brasilien	Collenette, 1927	Auge vom Pferd
Semiothisa inaequilinea WAR.	Südafrika	du Toit, 1955—56	Auge vom Schaf
Semiothisa fasciata FABR.			Auge von Wasserbüffel, Rind, Sambar, Schwein
Semiothisa myandaria WLK.			Auge von Wasserbüffel, Rind, Sambar, Schwein, Elefant
Peratophyga sp.			Schwein (Auge, Rumpf od. Umgebung ?)
Scopula attentata WLK.	Thailand	Büttiker, 1963	Auge von Wasserbüffel, Rind, Elefant
Somatina anthophilata GUÉN.			Auge von Wasserbüffel, Rind, Sambar, Schwein
Pingasa chlora GUÉN.			Schwein, Elefant (Auge, Rumpf od. Umgebung ?)
Hypochrosis korndorfferi SNEL.			Neubestimmung ergab: *H. hyadaria*
Hypochrosis flavifusata MOORE			Auge von Wasserbüffel, Rind, Schwein
	Thailand	Bänziger, 1966	Auge des Menschen
Hypochrosis hyadaria GUÉN.			Auge des Menschen
Hypochrosis iris BTL.	Thailand	Bänziger, 1966	Auge des Menschen
Hypochrosis pyrrhularia GUÉN.			Auge des Menschen; (als *Antitrygodes cuneilinea* angegeben)
Antitrygodes cuneilinea WKL.	Ostpakistan	Büttiker, 1968	Auge vom Rind
PYRALIDAE			
Pyrausta sp.	Argentinien	Shannon, 1927	Auge, Rumpf oder Umgebung von Pferden
Botyodes asialis GUÉN.			Schwein, Elefant (Auge, Rumpf od. Umgebung ?)
Botyodes flavibasalis MOORE			Auge vom Rind
Glyphodes stolalis GUÉN.			Wasserbüffel, Rind, Sambar, Schwein (Auge, Rumpf od. Umgebung ?)
Tyspanodes linealis MOORE	Thailand	Büttiker, 1963	Maulesel (Auge, Rumpf od. Umgebung ?)
Bradina admixtalis WKL.			Wasserbüffel, Rind (Auge, Rumpf od. Umgebung ?)
Pionea flavicinctalis SNEL.			Rind, Elefant
Pionea damastesalis WKL.	Indien, Ceylon	Büttiker, 1966	Auge von Wasserbüffel, Rind, Sambar, Schwein, Elefant, Pferd, Maulesel, Esel; Mensch anfliegend
	Thailand	Bänziger, 1966	Auge des Menschen (als *Pagyda salvalis*)
Pionea aureolalis LED.	Thailand	Büttiker, 1963	Auge von Wasserbüffel, Rind, Sambar, Schwein, Elefant
	Thailand	Bänziger, 1966	Auge des Menschen (als *Pionea damastesalis*)
Psara licarsisalis WLK.	Ostpakistan	Büttiker, 1968	Auge vom Rind (nur 1 Exemplar)

NOCTUIDAE			
Arcyophora zanderi FELD.	Guinea	de Joannis, 1908	Auge vom Pferd
	Sudan	Reid, 1953	Auge von Esel, Rind, Pferd
Arcyophora longivalvis GN.	Guinea	de Joannis, 1908	Auge von Pferden
	Tanganjika	Poulton, in: Marshall *et al.*, 1915	Auge von Maultieren
	Südafrika	Brain, 1929; du Toit (Bütt., 1964)	Auge von Rind, Schaf
	Sudan	Reid, 1953	Auge von Rind, Pferd, Esel
	Rhodesien	Pinhey u. andere in: Büttiker/ Whellan, 1966	Auge vom Elenantilope Auge vom Rind
Arcyophora patricula HMPS.	Tanganjika	Tams in Reid, 1954	Pferd
	Uganda	Chorley/Taylor in Reid, 1954	Rind
	Sudan	Reid, 1953	Auge vom Rind
Arcyophora elegantula GRÜ.	Nyassaland	Neave, 1915	Am Körper eines toten Rindes
Arcyophora sylvatica BÜTT.	Kambodscha	Büttiker, 1958	Auge von Wasserbüffel, Rind und Sambar
	Thailand	Büttiker, 1963	
	Thailand	Bänziger, 1966	Auge des Menschen angegriffen, aber nicht gelandet
Arcyophora icterica SWIN.	Indien Nepal	Büttiker, 1966 Büttiker, 1968	Auge von Wasserbüffel, Rind, Pferd, Maultier, Esel, Umgebung von Axishirsch, Mensch
Arcyophora bothrophora HMPS.	Ostpakistan	Büttiker, 1968	Auge vom Rind
Lobocraspis griseifusa HMPS.	Kambodscha	Büttiker, 1958	Auge von Wasserbüffel, Rind, Sambar; Gesicht des Menschen
	Thailand	Büttiker, 1963	
	Thailand	Bänziger, 1966	Auge des Menschen
	Ostpakistan	Büttiker, 1968	Auge von Wasserbüffel und Rind
Calpe minuticornis GUÉN.	Kambodscha	Büttiker, 1958	An oder in der Nähe von Wasserbüffel
Calpe eustrigata HMPS.	Ostpakistan	Büttiker, 1968	Vom Rinderauge wegfliegend, Tränenaufnahme nicht erwiesen
Blasticorhinus rivulosa WKL.	Thailand	Büttiker, 1963	Schwein (Auge, Rumpf od. Umgebung)
Nanaguna breviuscola WKL.	Thailand	Büttiker, 1963	Schwein (Auge, Rumpf od. Umgebung)
Hypena conscitalis WKL.	Thailand	Büttiker, 1963	Schwein (Auge, Rumpf od. Umgebung)
Hypena sp.	Ostpakistan	Büttiker, 1968	Rind (Auge, Rumpf od. Umgebung)
Mocis undata FABR.	Thailand	Büttiker, 1963	Rind (Auge, Rumpf od. Umgebung)
Mocis frugalis F.	Ostpakistan	Büttiker, 1968	Umgebung von Rindern
NOTODONTIDAE			
Crinodes beskei HÜBN.	Argentinien	Shannon, 1927	Umgebung, Rumpf oder Auge von Pferden
Tarsolepis sommeri HÜBN.	Malaya	Bänziger, 1967	Mensch angegriffen, aber nicht am Auge gelandet
SPHINGIDAE			
Xylophanes tersa L.	Argentinien	Shannon, 1927	Umgebung, Rumpf oder Auge von Pferden
Unbekannte Nachtfalter	Paraguay	Freund von Bruch (1904) in Shannon, 1928	Auge vom Pferd
Unbekannte Nachtfalter	Burma	Tha Htoo in Büttiker, 1964	Menschen angreifend, ohne Angabe ob auch die Augen

mende Falter überhaupt keine Tränenflüssigkeit auf. Somit ist es klar, dass viele der früher als lacriphag bezeichneten Falter wahrscheinlich gar keine solche sind.

In den Tabellen 1 und 2 sind die bis 1970 bekannt gewordenen lacriphagen, bzw. als lacriphag vermuteten Lepidopteren zusammengefasst.

4.2. Die von uns beobachteten lacriphagen Lepidopteren

Es werden die im Untersuchungsgebiet angetroffenen Tränensauger samt einigen der wichtigsten biologischen Angaben aufgeführt. Genaue Angaben über die Häufigkeit der Falter an verschiedenen Wirten und Nahrungstypen sind den Tabellen 3—5 zu entnehmen. Da wir über das Ei-, Larven- und Puppenstadium der lacriphagen Lepidopteren nichts Neues gefunden haben, sei auf die eingehende Zusammenstellung von Büttiker (1967*a*) verwiesen. Die Bestimmungen wurden von D. S. Fletcher, M. Shaffer und A. H. Hayes, British Museum, vorgenommen. Von Arten, deren Bestimmung oder systematische Stellung noch nicht ganz abgeklärt ist, sind Genitalabbildungen gemacht worden.

4.2.1. *Geometridae*

Hypochrosis hyadaria Guen. (Abb. 9; ♂ Genit. Abb. 15).

Fundorte. Nordthailand (ziemlich häufig 1*a*, *c*, 2, seltener 1*b*, *d*, 3, spärlich 1*e*, *g*.)

Biotop und Flugzeit. Fliegt im Walde, selten in grossen Lichtungen, vor allem X—II, seltener VII—VIII und vereinzelt während der anderen Monate.

Wirte. Vor allem Sambar, Wasserbüffel, Rind, Elefant, Banteng; seltener Schaf, Bergziege, Muntjak, Mensch, Schwein; wahrscheinlich auch Wildschwein.

Verschiedenes. Hemilacriphag. Kann sehr gewandt überall auf dem Wirte umherkrabbeln (Abb. 11), wo Hautsekrete und, sofern frei vorhanden, Blut aufgesogen werden; auch an gegärtem, urin- und kothaltigem Schlamm („Dreck“) vorkommend (Kapitel 5.1.9.). Flug flatterig; relativ ängstlich. Wie bei den anderen Geometriden wurden praktisch nur Männchen gefangen.

Hypochrosis flavifusata Moo. (Abb. 42; ♂ Genit. Abb. 16).

Fundorte. Nordthailand (ziemlich häufig 1*a*, *c*, *d*, weniger 1*b*, *g*, 2, 3).

Biotop und Flugzeit. Fliegt im Walde, gelegentlich aber auch auf grösseren Lichtungen, vor allem XI—II, seltener VII—VIII und nur vereinzelt während der übrigen Monate.

Wirte. Vor allem Sambar, Wasserbüffel, Rind, Elefant, Banteng; seltener Schaf, Bergziege, Mensch; wahrscheinlich Wildschwein. Nach Büttiker (1964*b*) auch Schwein.

Verschiedenes. Hemilacriphag. Lebensweise ähnlich voriger Art.

Hypochrosis iris Butl. (Abb. 43; ♂ Genit. Abb. 17).

Fundorte. Nordthailand (vor allem 1*a*, *c*, *d*, seltener 1*i*, *k*, 2, spärlich 1*b*, *e*, *g*).

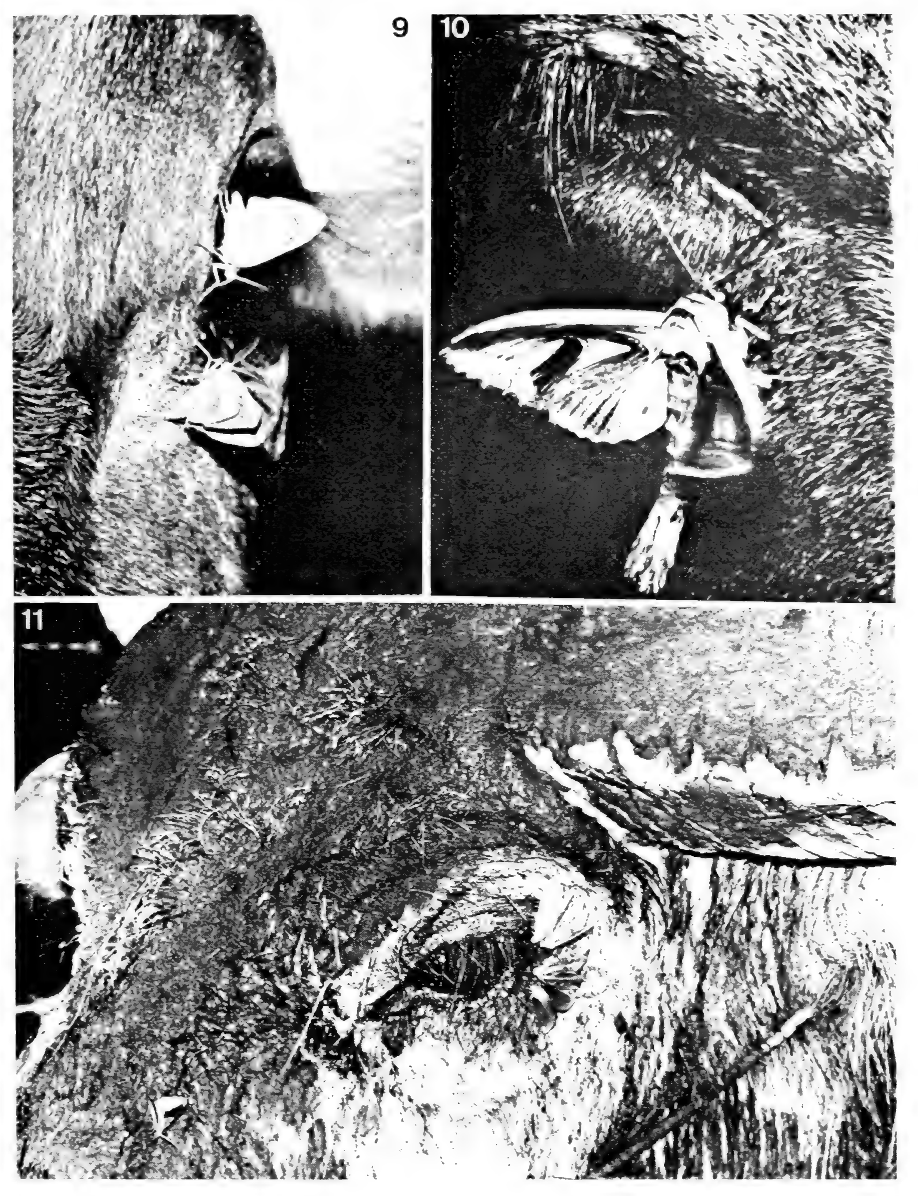


Abb. 9.

Zwei *Hypochrosis hyadaria* am Auge eines Rindes.

Abb. 10.

Tarsolepis sommeri in typischer Saugstellung am Auge eines Wasserbüffels.

Abb. 11.

3 *Lobocraspis griseifusa* (obere drei), 1 *Arcyophora sylvatica* (unteres Tier) beim Saugen am Auge eines Wasserbüffels; 1 *H. hyadaria* (links) saugt am „Dreck".

Biotop und Flugzeit. Nur im Walde gefunden, X—II und vereinzelt V.
Wirte. Vor allem Sambar, Rind, Wasserbüffel, Banteng, seltener Bergziege, Elefant, Schwein; wahrscheinlich Schaf.
Verschiedenes. Hemilacriphag. Lebensweise ähnlich voriger Art.

Hypochrosis pyrrhularia GUEN. (♂ Genit. Abb. 21).
Fundorte. Ostthailand und Nordthailand (nicht sehr häufig 4*c*, sehr spärlich 2, 3).
Biotop und Flugzeit. Im Walde, I—II.
Wirte. Vor allem Rind, Wasserbüffel, Elefant, gelegentlich Mensch.
Verschiedenes. Hemi- bis oligolacriphag. In (4*c*) flogen die Falter meist nur um die Wirte herum und setzten sich nur gelegentlich auf diese nieder.

Hypochrosis sp. 1 (♂ Genit. 18).
Fundorte. Nordthailand (nicht sehr häufig 1*a*, *c*).
Biotop und Flugzeit. Fliegt im Walde, selten auf grossen Lichtungen, XII—I.
Wirte. Vor allem Sambar, Rind, Wasserbüffel, Elefant und seltener Muntjak.
Verschiedenes. Hemilacriphag. Am Boden selten beobachtet, sonst ähnlich *H. hyadaria*. Nach D. S. Fletcher handelt es sich um eine neue Art.

Hypochrosis sp. 2 (Abb. 13; ♂ Genit. Abb. 19).
Fundorte. Nordthailand (häufig 1*a*, selten 1*i*, 3).
Biotop und Flugzeit. Extrem waldliebend; I.
Wirte. Vor allem Elefant, aber auch Sambar und wahrscheinlich Pferd. Wir wurden mehrmals umflogen.
Verschiedenes. Hemilacriphag. Nie drecksaugend angetroffen. Sonst ähnlich *H. hyadaria*. Nach D. S. Fletcher handelt es sich um eine neue Art.

Die als *Hypochrosis korndorfferi* SNEL. bestimmte Art, von BÜTTIKER (1964*b*) am Auge eines Sambarhirsches gefangen, ist eine *H. hyadaria*. *H. hyadaria*, *H. flavifusata*, *H. sp. 1*, *H. sp. 3* und *H. iris* bilden eine bezüglich Flügelform, -zeichnung und der Genitalien ziemlich einheitliche Gruppe. Kennzeichnend ist die asymmetrische Furca (F in Abb. 22). *H. pyrrhularia* hat symmetrische Furca und andere Flügeldorm und dürfte wohl nicht zu dieser Gattung, sondern eher in die Nähe von *Sabaria* (vgl. Abb. 35) gehören. Bei *H. sp. 2* und *H. pyrrhophaeta* fehlt die Furca, Flügelform und -zeichnung sind ganz anders. Sie dürften wohl auch nicht zu *Hypochrosis* gehören.

Nobilia turbata WLK. (♂ Genit. Abb. 27).
Fundorte. Malaya (nicht sehr häufig 11*a*, *b*, 12).
Biotop und Fangdaten. In oder am Rande von Wäldern; III, IV.
Wirte. Wasserbüffel, Rind, Sambar, Schweinshirsch; wahrscheinlich Nilgau und Dromedar.
Verschiedenes. Oligolacriphag. Nur gelegentlich am Auge beobachtet, meist nur um die Wirte herumfliegend, oder an diesen Hautsekrete aufnehmend.

Am „Dreck" und die an Pflanzen abgestrichenen Körperflüssigkeiten anscheinend nicht oder selten saugend. Sehr scheu.

Nobilia obliterata WARR.
Fundorte. Malaya (eher spärlich 11*a*, *b*, 12).
Biotop und Fangdaten. In oder am Rande von Wäldern; III, IV.
Wirte. Wasserbüffel. Wahrscheinlich Sambar, Schweinshirsch, Dromedar. Im Versuch auch Menschenauge.
Verschiedenes. Oligolacriphag. Meist nur um die Wirte herumfliegend, gelegentlich auf diesen landend und Körperflüssigkeiten aufsaugend, selten an den Augen.

Gen.? sp.? Eine roströtliche Geometride, ähnlich einer sehr kleinen *N. obliterata*, wurde am Auge eines Pferdes in Nordthailand (1*i*) am 27.8.66 photographiert, aber nicht gefangen.

Scopula attentata WLK.
Fundorte. Nordthailand (1*a*—*d*, *i*, 2, 3) und Malaya (10, 11*a*, *b*, 12); häufig.
Biotop und Flugzeit. Nähe von und in Wäldern, vor allem VI—IX.
Wirte. Sambar, Elefant, Wasserbüffel; wahrscheinlich Rind, Schwein.
Verschiedenes. Oligolacriphag. Saugt vor allem am „Dreck". Im Dschungel wurden wir oft umflogen, die Falter landeten jedoch nie an unseren Augen, sondern saugten an unseren Kleidern, Armen und Haaren.

Scopula pulverosa WARR.
Fundorte. Nordthailand (1*a*, *c*, 2, 3) und Malaya (11*a*), häufig.
Biotop und Flugzeit. Nähe von und in Wäldern, vor allem VI—IX.
Wirte. Elefant, Sambar.
Verschiedenes. Oligolacriphag. Ähnlich voriger Art.

Scopula fibulata GUEN.
Ein Exemplar wurde in Nordthailand (1*a*) am Auge eines Sambars gefangen, 22.1.67.

Somatina anthophilata GUEN.
Fundorte. Nordthailand (1*a*, *c*, *d*), spärlich.
Biotop und Flugzeit. An Waldrändern, X—XII.
Wirte. Wasserbüffel, Rind, Sambar; nach BÜTTIKER (1964*b*) auch Schwein.
Verschiedenes. Oligolacriphag; sonst ist wenig bekannt. Ein Exemplar sog lange an einer offenen Wunde eines Schweines.

Problepsis albidior WARR.
Fundorte. Nordthailand (1*a*, *b*, *g*); selten.
Biotop und Flugzeit. Am Rande von und in Wäldern, IV, V, VII.

TABELLE 3

Lacriphage Falter und ihre Wirte (Thailand)

	Bovidae					Cervidae		Suidae		Elephantidae	Equidae
	Bubalus bubalis	*Bos taurus Bos indicus*	*Bos javanicus*	*Capra hircus siamensis*	*Ovis aries*	*Cervus unicolor*	*Muntiacus muntjak*	*Sus scrofa domesticus*	*Sus scrofa jubatus*	*Elephas maximus*	*Equus caballus*
GEOMETRIDAE											
Hypochrosis hyadaria	20	25	3	3	6	40	1	1	?	11	—
Hypochrosis flavifusata	20	30	5	2	4	40	—	?	—	14	—
Hypochrosis iris	3	7	3	1	?	11	—	1	—	4	—
Hypochrosis pyrrhularia	3	5	—	—	—	—	—	—	—	3	—
Hypochrosis sp. 1	2	5	—	?	?	10	1	?	—	2	—
Hypochrosis sp. 2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—
Gen. ? sp. ?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Scopula attentata	?	?	—	—	—	2	—	?	—	1	—
Scopula pulverosa	—	—	—	—	—	1	—	?	—	1	—
Scopula fibulata	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Somatina anthophilata	1	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Problepsis albidior	—	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Problepsis conjunctiva	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Antitrygodes divisaria	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Semiothisa fasciata	—	3	?	—	—	2	—	?	—	3	—
Semiothisa sp. 1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
PYRALIDAE											
Botyodes flavibasalis	—	—	—	—	—	1	—	—	—	3	—
Botyodes principalis	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Meroctena tullalis	2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Filodes fulvidorsalis	40	40	6	5	—	40	10	0	0	?	—
Pionea aureolalis	8	9	4	3	?	8	—	1	?	4	5
Pionea damastesalis	9	12	5	2	3	9	—	0	0	10	?
Hyalobathra rubralis	?	2	—	—	—	2	—	—	—	?	—
Sylepta sp. 1	?	1	—	—	?	?	—	—	—	?	—
Epipagis pictalis	?	—	—	—	?	3	—	—	—	2	—
Pagyda fulvistriga	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Haritala sp. 1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pagyda salvalis	—	3	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Thliptoceras cascalis	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
NOCTUIDAE											

TABELLE 4
Lacriphage Falter und ihre Wirte (Malaya)

	Bovidae				Cervidae				Tapiridae	Equidae
	Bubalus bubalis	*Bos taurus Bos indicus*	*Antilope cervicapra*	*Boselaphus tragocamelus*	*Cervus unicolor*	*Cervus elaphus*	*Dama dama*	*Hyelaphus porcinus*	*Tapirus indicus*	*Equus asinus*
GEOMETRIDAE										
Nobilia turbata	3	1	—	—	1	—	—	1	—	?
Nobilia obliterata	1	?	—	—	?	—	—	?	—	—
Scopula attentata	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Semiothisa nora	3	?	—	—	1	—	—	—	1	—
Semiothisa elvirata	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
PYRALIDAE										
Meroctena tullalis	2	?	—	—	—	—	—	—	—	—
Filodes fulvidorsalis	8	—	—	2	2	—	—	2	—	—
Pionea aureolalis	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sylepta leopardalis	3	?	—	—	1	—	—	—	—	—
Sylepta sp. 1	1	?	—	?	1	—	—	?	—	—
Epipagis pictalis	—	—	—	3	?	—	—	2	—	—
NOTODONTIDAE										
Tarsolepis sommeri	20	3	2	6	9	2	3	3	0	2

Zahlen = Anzahl Falter, die beim Saugen von Tränenflüssigkeit beobachtet wurden; 0 = negativer Befund; ? = unsicherer Befund; — = keine Angaben vorhanden oder nicht untersucht.

Wirte. Rind, Sambar.
Bemerkungen. Wahrscheinlich oligolacriphag.

Problepsis conjunctiva WARR.
Ein Exemplar am Auge eines Elefanten in Nordthailand (2) gefunden, 18.1.67.

Antitrygodes divisaria WLK.
Ein Exemplar in Nordthailand (2) am Auge eines Elefanten saugend beobachtet, 18.1.67.

Semiothisa fasciata FABR.
Fundorte. Nord- und Ostthailand (bisweilen relativ häufig 1*b*, *c*, 3, seltener 1*a*, 4*a*).
Biotop und Flugzeit. Sowohl ausserhalb, als auch in Wäldern fliegend, vor allem VII—IX.
Wirte. Rind, Elefant, Sambar; nach BÜTTIKER (1964*b*) auch Schwein und Wasserbüffel.
Verschiedenes. Oligolacriphag. Selten an Augen, meist am „Dreck" bei Schweinen saugend. Scheu, Flug energisch. Eine der wenigen Arten, die durch Licht angezogen werden. Larve in Thailand gelegentlich als Baumwollschädling auftretend (Mitteilung von Entomologen der Kasetsart University).

Semiothisa nora WLK.
Fundorte. Wenige Exemplare in Malaya (11*a*, *b*).
Biotop und Fangdaten. In der Nähe immergrüner Regenwälder, III, IV.
Wirte. Wasserbüffel, Tapir, Sambar.
Bemerkungen. Oligolacriphag; Verhalten ähnlich voriger Art. Nur äusserlich von *S. fasciata* zu unterscheiden, die Genitalien beider Arten sind identisch.

Semiothisa elvirata GUEN.
Ein Exemplar wurde in Malaya (11*b*) am Auge eines Sambars in Waldnähe gefangen, 5.4.67. Wahrscheinlich oligolacriphag. Das Auge wurde ziemlich direkt aus dem Fluge erreicht.

Semiothisa sp. 1 (♂ Genit. Abb. 24).
Ein Exemplar (in Carnoy fixiert) wurde am Auge eines Rindes in Nordostthailand (4) im Februar 1966 gefangen.

4.2.2. *Pyralidae*

Botyodes flavibasalis MOORE.
Fundorte. Nordthailand (1*a*, 2), sehr spärlich.
Biotop und Flugzeit. Nur im Walde gefunden, I, X.
Wirte. Elefant, Sambar; nach BÜTTIKER (1964*b*) auch Rind.

Verschiedenes. Wahrscheinlich oligolacriphag. Larve in Thailand gelegentlich als Baumwollschädling auftretend.

Botyodes principalis LEACH.

Ein Exemplar wurde in Waldnähe am Auge eines Wasserbüffels gefangen, Nordthailand (1*d*), 30.12.66. Wahrscheinlich wie vorige Art nur oligolacriphag.

Meroctena tullalis WLK.

Fundorte. Nordthailand und Malaya (nicht sehr häufig 1*a*, *c*, 2, 11*a*).

Biotop und Flugzeit. Im Walde und auf Lichtungen, XII—I, IV und IX.

Wirte. Wasserbüffel, Elefant. Ein Exemplar setzte sich auf meinen Arm und sog Schweiss (11*a*).

Verschiedenes. Oligolacriphag. Es wird vor allem am „Dreck" gesaugt und Hautsekrete aufgenommen, die an Pflanzen (und vom Löwen an den Käfigstangen) abgestrichen wurden.

Filodes fulvidorsalis HBN. (Abb. 44).

Fundorte. Nord- und Ostthailand, Malaya (zeitweise ziemlich häufig 1*a*, 4*c*, seltener 1*c*, *d*, 4*b*, 10, spärlich 3, 4*a*, 11*b*).

Biotop und Flugzeit. Schattige, feuchte Stellen in der Nähe von Wäldern, aber nicht innerhalb dieser; vor allem II—III und X, seltener während der anderen Monate.

Wirte. Vor allem Sambar, Wasserbüffel, Rind, seltener Muntjak, Nilgau, Axishirsch, Banteng, Mensch, Bergziege; wahrscheinlich Elefant.

Verschiedenes. Hemilacriphag, anscheinend mit ausgeprägtester lacriphagen Ernährungsweise unter Pyraliden. „Dreck" und die an den Käfigstangen abgestrichenen Körperflüssigkeiten des Löwen werden nur gelegentlich aufgenommen. Einmal beim Nektarsaugen an einer unbekannten Blüte gesehen. Flug unsicher, wellenförmig; wegen seiner dunklen Färbung ist der Falter nachts sehr schwierig zu sehen. Sehr scheu, meidet selbst offene Ställe. Bis auf 1100 m (Doi Pui) gefunden.

Pionea aureolalis LED. (Abb. 14).

Fundorte. Nord- und Ostthailand, Malaya (häufig 1*a*, *b*, *c*, 1*g*, seltener 1*i*, 4*a*, spärlich 1*d*, 10).

Biotop und Flugzeit. Savanne unweit von Wäldern, X—I, VIII, spärlich während der anderen Monate.

Wirte. Pferd, Sambar, Wasserbüffel, Rind, Banteng, Elefant, seltener Bergziege, Mensch, Schwein.

Verschiedenes. Hemi- bis oligolacriphag. Neben Tränen werden auch Hautsekrete, Blut und „Dreck" aufgenommen. Flug langsam; nicht scheu, dringt in Ställe ein.

Pionea damastesalis Wlk.

Fundorte. Nord- und Ostthailand (häufig 1*a*, *b*, *c*, 2, seltener 1*d*, 4*a*, *c*, spärlich 1*i*, *g*, *h*).

Abb. 12.

Sylepta sp. 1 (nahe *iopasalis*) saugt am Auge eines Rindes.

Abb. 13.

Hypochrosis sp. 2 am Auge eines Elefanten.

Abb. 14.

Pionea aureolalis saugt am Auge eines Yünnanponies.

Biotop und Flugzeit. Savannen unweit von Wäldern und in Waldlichtungen, X—I, vereinzelt während der anderen Monate.

Wirte. Wasserbüffel, Rind, Elefant, Banteng, Sambar, seltener Schaf, Ziege, Mensch.

Verschiedenes. Hemi- bis oligolacriphag. Büttiker (1967*a*) fand sie auch an Blüten von *Terminalia*-Bäumen. Nach Büttiker (1964*b*) sehr häufig auf Schwein, das den Hauptwirt darstellen soll; wir fanden die Art nur in der Nähe von Schweinen, speziell am „Dreck“, nie an deren Augen.

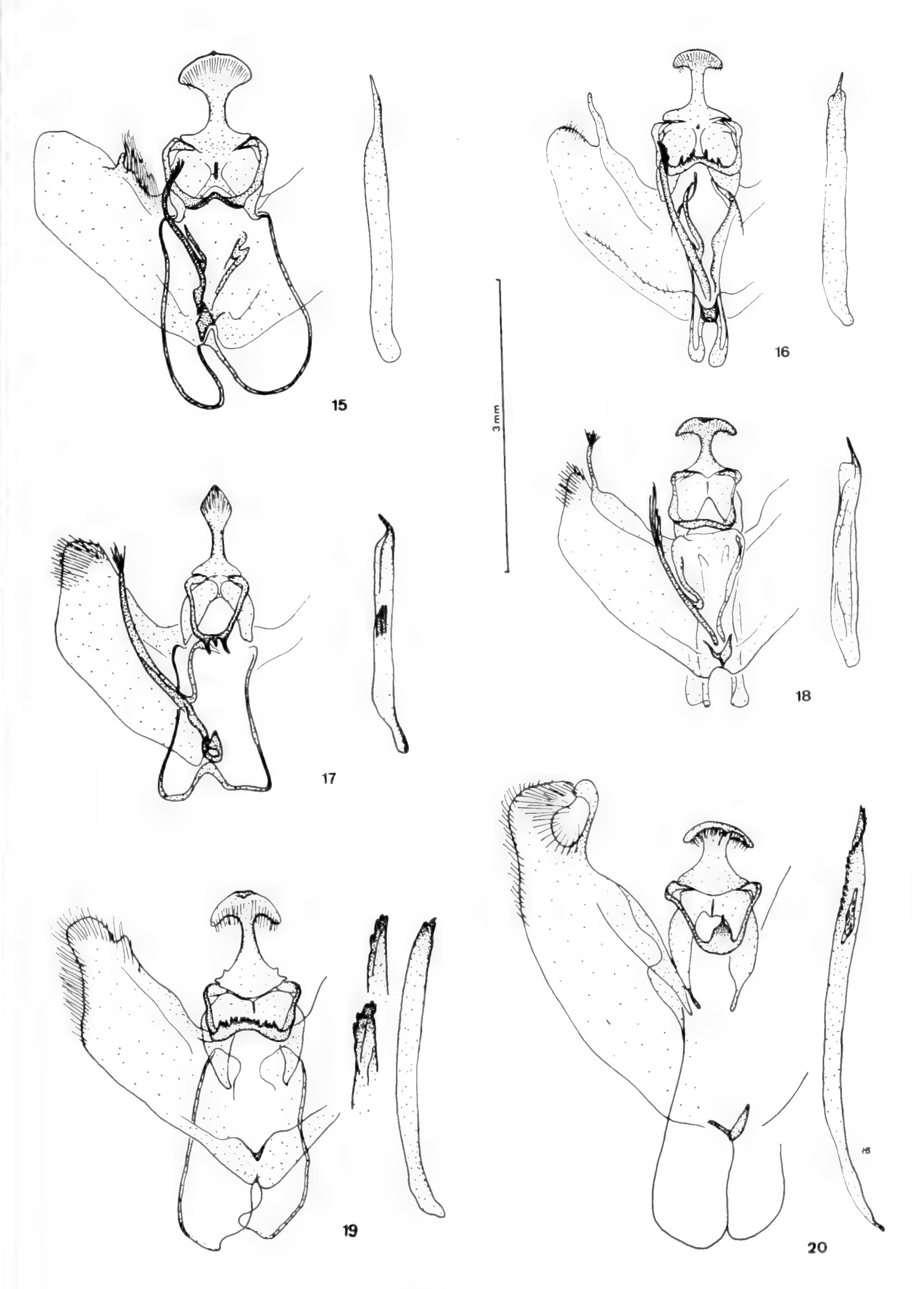


ABB. 15—20.

♂ Genitalien. — 15: *Hypochrosis hyadaria*. — 16: *H. flavifusata*. — 17: *H. iris*. — 18: *H. sp.* 1 *(sp. nov.)*. — 19: *H. sp.* 2 *(sp. nov.)*. — 20: *H. pyrrhophaeta*.

Hyalobathra rubralis SWINH.
Fundorte. Nordthailand und Malaya (nicht sehr häufig 1*a*, seltener 1*k*, spärlich 3, 11*a*).
Biotop und Flugzeit. Feuchte Stellen in Waldnähe, vor allem VI, X, XI, seltener III.
Wirte. Sambar, Rind; wahrscheinlich Wasserbüffel, Elefant, Mensch.
Verschiedenes. Oligolacriphag. Hauptsächlich am „Dreck" saugend.

Sylepta leopardalis MOORE (♂ Genit. Abb. 26).
Fundorte. Etwa 30 Exemplare in Malaya (11*a*, *b*), III und IV gefunden. Meist nur herumfliegend bei Wasserbüffel und Sambar, gelegentlich auf den Rumpf und nur selten an den Augen landend.

Sylepta sp. 1 (nahe *iopasalis* WLK.) (Abb. 12; ♂ Genit. Abb. 25).
Fundorte. Nord- und Ostthailand und Malaya (häufig 1*c*, *d*, *k*, 2, 3, 10, 11, spärlich 4*c*).
Biotop und Flugzeit. In und ausserhalb von Wäldern, vor allem VIII—XI, seltener während der anderen Monate.
Wirte. Rind, Wasserbüffel, Sambar; wahrscheinlich gelegentlich auch Elefant, Nilgau, Axishirsch, Schaf.
Verschiedenes. Oligolacriphag. Saugt oft Hautsekrete und am „Dreck". Scheu, gewandter Flieger.

Epipagis pictalis SWINH.
Fundorte. Nordthailand und Malaya (selten in 1*a*, 2, 11*b*).
Biotop und Flugzeit. Nur im Waldinnern beobachtet, I, IV, XI.
Wirte. Sambar, Nilgau, Elefant, Schweinshirsch; wahrscheinlich Schaf. Im Versuch auch Mensch.
Verschiedenes. Wahrscheinlich oligolacriphag.

Pagyda fulvistriga SWINH.
Wenige Exemplare in Nordthailand (1*a*, *d*, 3, 4*a*, *c*) am Auge von Sambar und am Rumpf eines Wasserbüffels gefunden, I, II, X, XI. In der Sammlung von Büttiker ein Exemplar, das in der Nähe eines Muntjaks gefangen wurde, Juli 1963.

Pagyda salvalis WLK. (Abb. 41).
Fundorte. Nord- und Ostthailand (sehr häufig 1*a*, *c*, 2, 3, spärlich 4*c*).
Biotop und Flugzeit. Im Walde an feuchten Stellen, I, VII, VIII, X, XI.
Wirte. Elefant und Rind; nach BÜTTIKER (1964*b*) auch Wasserbüffel und Schwein.
Verschiedenes. Trotz der grossen Häufigkeit wurden nur 4 Exemplare beim Saugen an Augen angetroffen. Besonders viele wurden beim Aufnehmen der von Löwen am Käfig abgestrichenen Hautsekrete und beim Saugen am

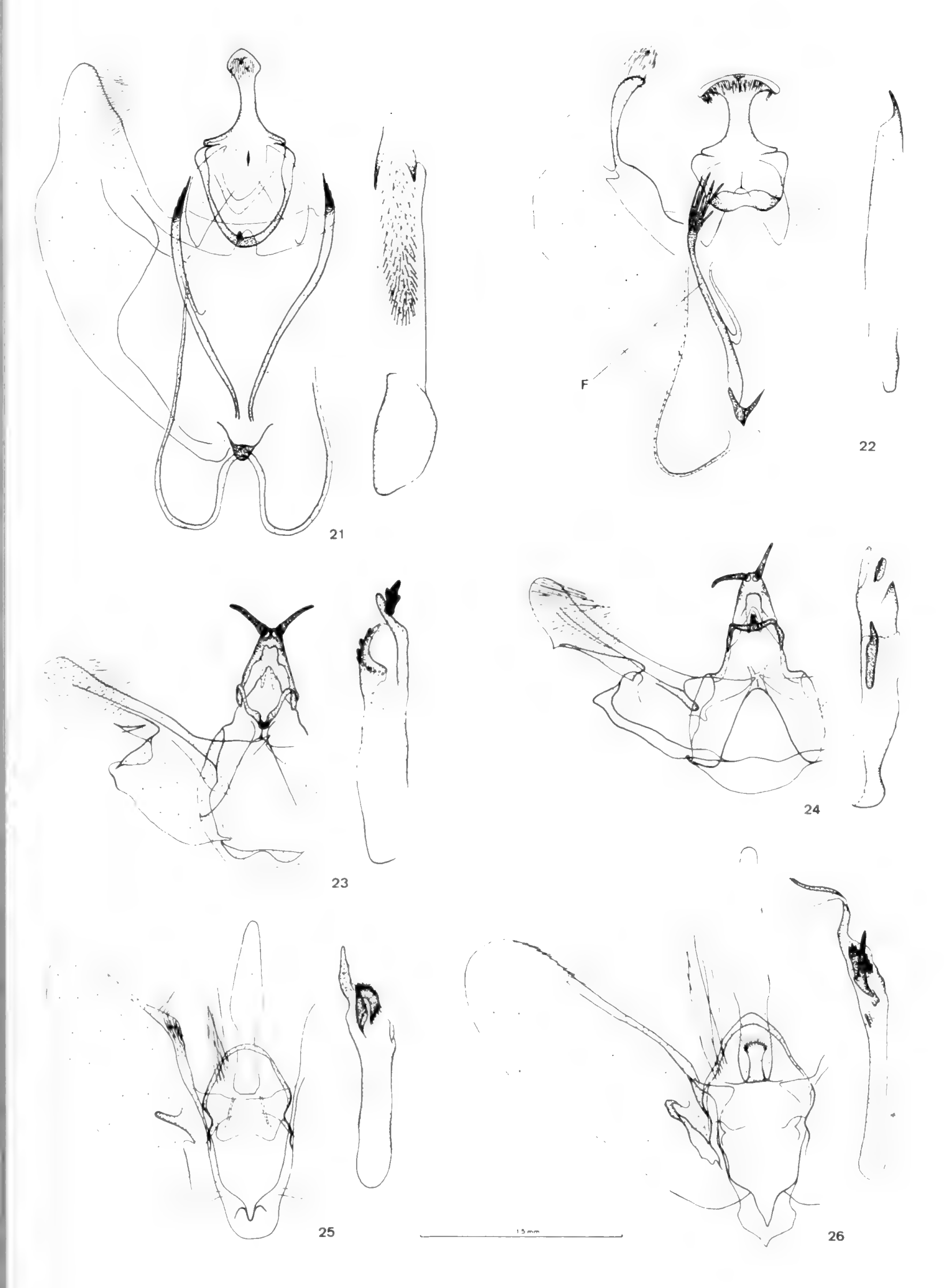


ABB. 21—26.

♂ Genitalien. — 21: *Hypochrosis pyrrhularia*. — 22: *H. sp.* 3 *(sp. nov.)*. — 23: *Semiothisa sp.* 4. — 24: *Semiothisa sp.* 1. — 25: *Sylepta sp.* 1 (nahe *iopasalis*). — 26: *Sylepta leopardalis*.

„Dreck" beobachtet. Viele wurden beim Saugen der von Stechmücken ausgeschiedenen Bluttröpfchen auf Wasserbüffel und Rind gesehen.

Haritala sp. 1. (♂ Genit. Abb. 37).
2 Exemplare in Nord- und Ostthailand (2, 4*a*) am Auge eines Rindes und in der Nähe von Elefanten beobachtet.

Thliptoceras cascalis SWINH. (♂ Genit. Abb. 38).
Ein Exemplar in Nordthailand (1*a*) am Auge eines Sambarhirsches (19.10.65) und eines bei Elefanten herumfliegend gefunden (17.11.65).

4.2.3. *Noctuidae*

Lobocraspis griseifusa HMPS. (Abb. 11, 39, 40).
Fundorte. Nord- und Ostthailand (vor allem 1*a*, *c*, *g*, *h*, 4*a*, *b*, *c*, seltener 1*b*, *d*, *e*, *i*, *k*, 2, 3) mit über 2000 Exemplaren die weitaus häufigste Art.
Biotop und Flugzeit. Savanne, aber nicht weit von Wäldern, vor allem XII—I und VII—VIII, seltener während der anderen Monate.
Wirte. Vor allem Banteng, Rind, Wasserbüffel, Sambar und seltener Pferd, Mensch, Ziege, Wildschwein; möglicherweise Schaf und Elefant.
Verschiedenes. Zusammen mit der nächsten die einzige eulacriphage Art. Es wird anscheinend ausschliesslich Tränenflüssigkeit direkt an den Augen aufgenommen. Flug gewandt, Augen der Wirte direkt angeflogen. Vermag auch an geschlossenen Augen zu saugen. Saugdauer lange. Bisweilen über 10 Falter an einem einzigen Auge. Bis auf 800 m Höhe gefunden (Mae Jaem). Nach BÜTTIKER (1966) wandern die Falter. Auch in Burma, Kambodscha und Ostpakistan (HAMPSON, 1896; BÜTTIKER, 1959; 1969*b*) gefunden.

Arcyophora sylvatica BÜTT. (Abb. 11; ♂ Genit. in: BÜTTIKER, 1962*a*).
Fundorte. Nordthailand (1*a*—*d*, *k*), etwa 50 Exemplare.
Biotop und Flugzeit. Savanne in Waldnähe, X—I und V—VI, während der anderen Monate spärlich.
Wirte. Wasserbüffel, Rind, Sambar; einmal Wildschwein.
Verschiedenes. Eulacriphag. Es wird anscheinend ausschliesslich Tränenflüssigkeit direkt am Auge aufgenommen. Ähnlich voriger Art. BÜTTIKER (1959, 1962*a*) fand und beschrieb diese Art aus Kambodscha.

4.2.4. *Notodontidae*

Tarsolepis sommeri HÜBN. (Abb. 10).
Fundorte. Ziemlich häufig in Malaya (11*a*, *b*).
Biotop und Fangdaten. Waldnähe, III, IV.
Wirte. Wasserbüffel, Sambar, Nilgau, weniger Schweinshirsch, Damhirsch,

Rothirsch, Rind, gelegentlich Hirschziegenantilope. Wir wurden einmal angeflogen, es erfolgte aber keine Landung.

Verschiedenes. Oligolacriphag. Falter kann meist nur kurz am Auge seiner Wirte saugen, da die Wirte ihn wegen seiner Grösse (8 cm Flügelspannweite) und Plumpheit meist gleich verscheuchen. Nasensekret und Speichel werden ebensooft aufgenommen. Flug schnell aber nicht wendig.

4.3. Als lacriphag verdächtige Arten

Im vorigen Kapitel wurden nur Arten erwähnt, die mindestens einmal beim Saugen von Tränenflüssigkeit beobachtet wurden und dies während einer Zeitspanne von etwa 5—10 Sekunden oder mehr, um eine Fehlbeurteilung einer rein zufälligen Landung am Auge zu vermindern.

Anderseits sind wir Schmetterlingen begegnet, die wiederholt den Kopf bekannter Wirte umflogen oder Landeversuche auf dem Kopf oder den Augen durchführten, jedoch ohne diese zu erreichen. Nicht selten gehören sie zu Gattungen, die Tränensauger enthalten. Es ist anzunehmen, dass sich einige dieser Arten einmal als oligolacriphage Falter erweisen werden. Diese Arten sind in diesem Kapitel zusammengestellt.

Falter, die ebenfalls mit bekannten Wirten und Tränensaugern vergesellschaftet beobachtet wurden, aber keine der oben erwähnten Verhaltensweisen zeigten, sondern nur Hautsekrete und/oder am gegärten urin- und kothaltigen Schlamm („Dreck") saugten, können nicht als lacriphag angesehen werden und sind im nächsten Kapitel als Begleitarten behandelt.

Geometridae

Hypochrosis pyrrhophaeta Wlk. (♂ Genit. Abb. 20), ein Exemplar an einer mit Maden infizierten Wunde eines Wasserbüffels, ein anderes einen Wasserbüffel umfliegend beobachtet, Malaya (11*a*), 29.3. und 9.4.67. Aussehen und Verhalten sehr ähnlich *H. sp.* 2.

Hypochrosis sp. 3 (♂ Genit. Abb. 22), ein Exemplar einen Elefanten anfliegend, Nordthailand (1*a*), 3.1.67. Aussehen und Verhalten der *H. sp.* 1 sehr ähnlich. Sämtliche der 6 restlichen im Gebiet angetroffenen *Hypochrosis*-Arten sind hemilacriphag und es ist sehr wahrscheinlich, dass auch diese beiden Arten hemi- oder oligolacriphag sind. Sehr wahrscheinlich handelt es sich um eine neue Art.

Nobilia avellanea Prt. (♂ Genit. Abb. 28), etwa 10 Exemplare Wasserbüffel in Malaya (11*a*) Ende März anfliegend. Kann äusserlich nicht sicher von der mit ihr vergesellschafteten lacriphagen *N. turbata* unterschieden werden; da auch das Verhalten übereinstimmt, scheint es eher ein Zufall zu sein, dass wir sie noch nicht an Augen beobachten konnten.

Antitrygodes cuneilinea Wlk., ein Exemplar im Rinderstall fliegend, eines am „Dreck“ saugend, Nordthailand (1*b*), V, VII. Seit dem Abschluss unserer Feldbeobachtungen ist die Art am Auge des Rindes in Ostpakistan gesehen worden (Büttiker, 1969*b*).

Albara leucosticta Hmps., ein Exemplar den Kopf eines Elefanten in Nordthailand (1*a*) anfliegend, 21.11.66.

Sabaria incitata Wlk., ein Exemplar in der Nähe eines Elefanten, eines am „Dreck“ saugend, Nordthailand (1*i*, 3), VIII, XI.

Sabaria sp. 1 (nahe *rondelaria* F., ♂ Genit. Abb. 35), mehrere Exemplare am Rumpf von Sambar und Wasserbüffel, in der Nähe von Elefanten und Schafen Hautsekrete und oft die von Stechmücken ausgeschiedenen Bluttröpfchen saugend, Nordthailand (1*a*, *c*, 3). Beide *Sabaria*-Arten sind im Habitus und im Verhalten den lacriphagen Arten der Gattung *Hypochrosis* sehr ähnlich. Nach D.S. Fletcher handelt es sich um eine neue Art.

Semiothisa myandaria Wlk., einige Exemplare am „Dreck“ von Rind und Pferd saugend und ein Exemplar am Rumpf frei vorhandenes Blut aufnehmend, Nordthailand (1*b*, *i*), VIII. Nach Büttiker (1964*b*) lacriphag auf Elefant, Schwein, Sambar, Rind, Wasserbüffel.

Semiothisa triangulata Hmps., ein Exemplar nahe Elefanten, Nordthailand (3), 11.11.65.

Semiothisa inchoata Wlk., ein Exemplar am „Dreck“, Nordthailand (1), 24.4.67.

Semiothisa sp. 2, ein Exemplar in der Umgebung von Pferden und Wasserbüffeln, Nordthailand (1*i*), 28.8.66.

Semiothisa sp. 3 (♂ Genit. Abb. 29), ein Exemplar nahe Elefanten, Nordthailand (3), XI.

Semiothisa sp. 4 (♂ Genit Abb. 23), ein Exemplar nahe Elefanten, Nordthailand (3), XI. In der Gattung *Semiothisa* sind 3 Arten oligolacriphag.

Pyralidae

Hyalobathra miniosalis Guen., etwa 10 Exemplare den Kopf bzw. den Rumpf von Wasserbüffel, Rind und Elefant anfliegend, oder am „Dreck“ saugend, Nordthailand (1*b*, *g*, 2) und Malaya (11*a*), I, IV, IX, X. In dieser Gattung ist *H. rubralis* oligolacriphag.

Hyalobathra cervinalis Hmps., zwei Exemplare auf dem Rumpf saugend, bzw. diesen umfliegend, Malaya (11*a*) III, IV.

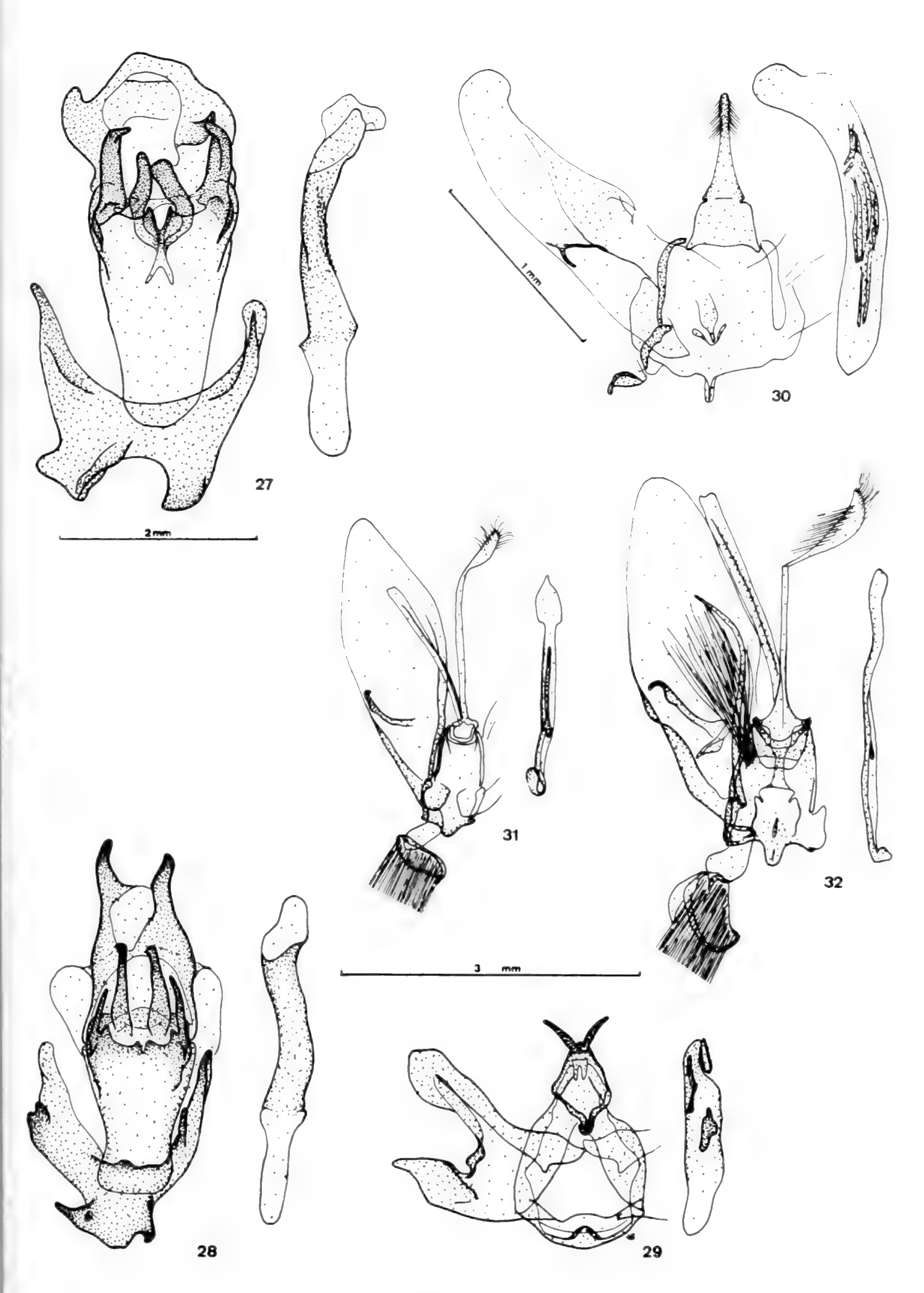


ABB. 27—32.

♂ Genitalien. — 27: *Nobilia turbata*. — 28: *N. avellanea*. — 29: *Semiothisa sp.* 3. — 30: *Pagyda sp.* 1. — 31: *Agathodes sp.* 2. — 32: *A. sp.* 1.

Hyalobathra illectalis WLK. (♂ Genit. Abb. 34), drei Exemplare Wasserbüffel umfliegend, Malaya (11*a*) III, IV.

Botyodes caldusalis WLK., viele Exemplare wiederholt die Augen von Wasserbüffeln anfliegend oder am Rumpf Sekrete saugend, Malaya (11*a*), III, IV. In dieser Gattung sind *B. flavibasalis*, *B. principalis* oligolacriphag, während wir die sehr häufige *B. asialis* stets nur beim Saugen am „Dreck" und gelegentlich von Hautsekreten fanden.

Lamprosema indicata FABR., ein Exemplar wahrscheinlich vom Auge eines Rindes wegfliegend, zwei weitere Sekrete eines Löwen an Kafigstangen aufnehmend, Nordthailand (1*g*, *a*), X.

Tetridia caletoralis WLK., mindestens 5 Exemplare ständig Augen und Rumpf von Sambar, Schweinshirsch, Wasserbüffel und Elefanten anfliegend, Nordthailand (1*g*, 2) und Malaya (11*a*, *b*), I, IV, VIII. Falter mit sehr ähnlichem Verhalten wie die hemilacriphage *Filodes fulvidorsalis*.

Agathodes sp. 1 (♂ Genit. Abb. 32), sehr viele Exemplare den Kopf von Wasserbüffeln und eines Sambars anfliegend, am „Dreck" beim Dromedar saugend beobachtet, Nordthailand (1*a*, *b*) und Malaya (10, 11*a*, *b*), III, IV.

Agathodes sp. 2 (♂ Genit. Abb. 31), einige Exemplare mit der obigen Art vergesellschaftet, Malaya (10), III. Habitus, potentielle Wirte und Verhalten wie obige Art. Beide *Agathodes*-Arten zeigen ein ähnliches Verhalten wie *F. fulvidorsalis*.

Pionea sp. 1 (♂ Genit. Abb. 33), einige Exemplare den Kopf von Rindern anfliegend, Malaya (12), III. Zwei *Pionea*-Arten sind lacriphag, zwei drecksaugend.

Pagyda sp. 1 (nahe *discolor* SWINH.) (♂ Genit. Abb. 30), 2 Exemplare um Elefanten, Nordthailand (2), 12.1.67. 3 weitere *Pagyda*-Arten saugen oft Hautsekrete und „Dreck", 2 davon nehmen aber ganz selten auch Tränen auf.

Pyrausta coclesalis WLK., etwa 10 Exemplare Kopf von Rind anfliegend, am „Dreck" von Schwein, Pferd, Rind und Wasserbüffel saugend. Ein Exemplar wurde an einer offenen Wunde eines Schweines saugen gesehen, Nordthailand und Malaya (1*c*, *i*, 11*a*), III—VIII.

Weitere 3 noch nicht bestimmte *Filodes*-ähnliche und 2 *Pionea*-ähnliche Arten.

Noctuidae

Arcyophora [*Setoctena*] *bothrophora* HMPS., ein Exemplar nahe Elefanten fliegend, Nordthailand (3), 5.11.65. In der Gattung *Arcyophora* sind viele Arten lacriphag. Seit dem Abschluss unserer Feldbeobachtungen wurde *A. bothrophora* am Auge des Rindes in Ostpakistan gefunden (BÜTTIKER, 1969*b*).

4.4. Begleitarten

Die bei und auf den Wirten von Tränensaugern vorkommenden, nicht lacriphagen Schmetterlinge sind arten- und individuenmässig weit häufiger als die lacriphagen Falter selbst. Sie treten speziell bei feuchtem Wetter und an nassen Stellen in der Nähe von Wirten auf, wo sie am „Dreck" oder die an Pflanzen abgestrichenen oder auf dem Wirt vorhandenen Hautsekrete saugen, aber keine Tränenflüssigkeit zu sich nehmen. Viele Arten können in gewissen Gebieten während der Trockenzeit fast völlig fehlen.

In den Arbeiten früherer Autoren ist zwischen lacriphagen Arten und Begleitarten nicht unterschieden worden. Dies ist wahrscheinlich der Grund dafür, dass viele Begleitarten allem Anschein nach irrtümlich als Tränensauger bezeichnet wurden, denn viele der sehr häufig in der Umgebung von oder auf bekannten Wirten vorkommenden Arten haben wir nie an Augen beobachtet.

Es sollen hier nur die auffälligeren Arten erwähnt werden.

Geometridae

Pingasa chlora Guen. (1*c*, 2) und *P. ruginaria* Guen, (11*b*) am „Dreck" von Rind und Dromedar und nahe Elefanten.

Peratophyga venetia Swin. nicht selten (1*a*, *c*, 3) am „Dreck" vom Schwein, an Stangen eines Löwenkäfigs und nahe Elefanten. *P. sp.* 1 (nahe *trigonata* Wlk.) nicht selten (1*a*, *c*) am „Dreck" von Rind und an Stangen eines Bärenkäfigs.

Viele weitere nicht bestimmte Gattungen und Arten.

Pyralidae

Botyodes asialis Guen., z.T. recht häufig (1*a*, *c*, 3) bei Elefanten herumfliegend, am „Dreck" und an Stangen eines Löwenkäfigs saugend; einmal auch auf dem Fell eines Löwen saugend beobachtet.

Pionea ablactalis Wlk., sehr häufig (1*a*, *c*, 10) am „Dreck" von Rind und Schwein. In dieser Gattung sind *P. damastesalis* und *P. aureolalis* als Tränensauger nachgewiesen.

Pagyda sp. 2 (nahe *poeasalis* Wlk.) und *Pionea sp.* 2 (♂ Genit. Abb. 36), mehrere Exemplare (3) die an Pflanzen abgestrichenen Hautsekrete von Elefanten und gelegentlich an unseren Körpern Sekrete aufnehmend.

Hyalobathra limbolalis Moo., wenige Exemplare (1*a*, *k*) an Stangen eines Löwenkäfigs und am „Dreck", und *H. epicrocalis* Swin., wenige Exemplare (1*c*, *k*,3) nahe Elefanten und am „Dreck" von Rind und Schwein. In dieser Gattung ist *H. rubralis* schwach oligolacriphag.

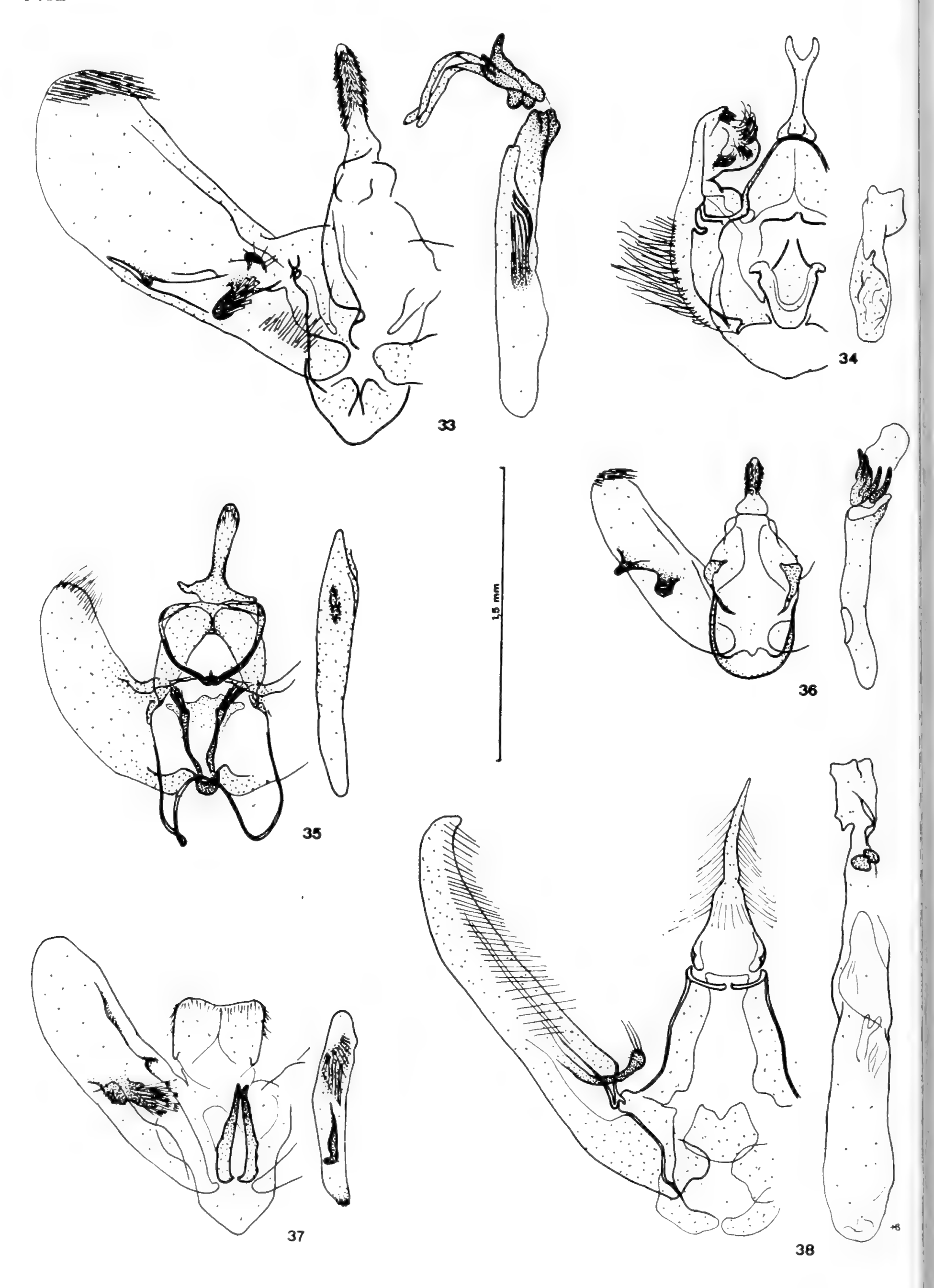


Abb. 33—38.

♂ Genitalien. — 33: *Pionea sp.* 1. — 34: *Hyalobathra illectalis.* — 35: *Sabaria sp.* 1 *(sp. nov.).* — 36: *Pionea sp.* 2. — 37: *Haritala sp.* 1. — 38: *Thliptoceras cascalis.*

Sylepta balteata F. häufig (1*k*, 3) am „Dreck" von Rind, Pferd und Schwein. *S. dissipatalis* LED. (6) nahe Elefanten, *S. angustalis* SNEL. (1*c*, 3) am „Dreck" und *S. sp.* 3 (nahe *distinguenda* HER.) (3, 10) nahe Elefanten und Wasserbüffeln. In dieser Gattung sind 2 Arten oligolacriphag.

Parotis [*Margaronia*] *marginata* HMPS. (1*a*, 11*b*) am „Dreck" eines Dromedars und auf dem Fell eines Löwen Hautsekrete saugend, *P. marinata* F. (1*a*, *b*, 3, 11*a*, 12) ziemlich häufig am „Dreck" von Schwein, Rind, sowie abgestrichene Hautsekrete von Löwen und Elefanten saugend.

Glyphodes [*Margaronia*] *prothymalis* SWIN. (1*a*, *c*, 3, 11*b*) am „Dreck" von Schwein und Dromedar und an Stangen eines Löwenkäfigs, *G. sp.* 1 (nahe *caesalis* WLK.) (1*d*, 4*c*, 12) sehr häufig nahe Rindern, Schafen und Wasserbüffeln, *G. stolalis* GUEN. (1*a*, *c*, 2, 11*b*) sehr häufig am „Dreck" von Dromedar, Rind, Schwein, Elefant und an Stangen eines Löwenkäfigs.

Palpita conchylalis GUEN. (1*a*, *c*, 2) sehr häufig am „Dreck" von Schwein und Rind und nahe Elefanten, P. *annulata* F. (1*a*, *c*, 11*a*) sehr häufig am „Dreck" von Schwein und Rind, nahe Elefanten und an Stangen eines Löwenkäfigs. *P. pfeiferae* LED. (2, 11*b*) einige Exemplare am „Dreck" des Dromedars und nahe Elefanten.

Maruca testulalis GEYER (1*a*, *c*, 11*a*) sehr häufig an verschiedenen Typen von „Dreck".

Phlyctaenia costiflexalis GUEN. (1*a*, *c*, 3) relativ häufig am „Dreck" von Schwein und Rind; es wurden auch Hautsekrete am Löwenkäfig und an meinem Arm gesogen.

Psara licarsisalis WLK., ein Exemplar in der Umgebung von Schafen (1*d*). Nach BÜTTIKER (1969*b*) ist ein Exemplar am Auge eines Rindes gefunden worden.

Synclera univocalis WLK. (1*a*, *c*, *k*, 3) sehr häufig am „Dreck" von Wasserbüffel und Schwein und in Nähe des Bantengs; nach BÜTTIKER (1969*b*) ist ein Exemplar am Auge eines Rindes gefangen worden.

Tyspanodes linealis MOO. (1*c*) ein Exemplar Blut an einer Wunde eines Schweines saugend; nach BÜTTIKER (1964*b*) wurde ein Exemplar am Auge eines Maultieres gefangen.

Agrotera leucostola HMPS. und *A. basinotata* HMPS. sehr häufig (3, 1*a*) verschiedene Sekrete saugend.

Dichocrocis punctiferalis GUEN. (1*a*, 11*b*) sehr häufig an Stangen von Löwen- und Leopardenkäfigen, am „Dreck" von Rind und Dromedar und einmal Blut an einer Wunde eines Schweines saugend.

Pilocrocis milvinalis Swin. häufig (2, 3) mich und Elefanten anfliegend, gelegentlich an meinem Arm oder am „Dreck“ saugend, I, VIII, XI.

Noctuidae

Calpe [*Calyptra*] *eustrigata* Hmps., 25 Exemplare beobachtet (11*a*, *b*). Die Art nimmt Blut durch Einstich in die Haut auf (Bänziger, 1968). Wirte: Wasserbüffel, Malayischer Tapir, Sambar und Nilgau-Antilope; in Labor auch Mensch. Büttiker (1969*b* und persönliche Mitteilung) sah ein Exemplar vom Auge eines Rindes wegfliegen. Es ist nicht erwiesen, dass es am Auge etwas aufgenommen hat. Der Stechrüssel — stark, spitzig und mit aktiv schwenkbaren Zähnchen bewaffnet — scheint kein geeigneter Saugapparat für eine solch empfindliche Stelle wie das Auge zu sein. Ein Exemplar der nahverwandten Art, *C. minuticornis* Guen., ist bei Wasserbüffeln (am Auge, Rumpf oder herumfliegend ?) gefangen worden (Büttiker, 1962*a*, *b* und persönliche Mitteilung).

Hypocala subsatura Guen., *Hypocala sp.* 1 (nahe *moorei* Btl.) (1*a*, *c*, 11*b*) öfters an Stangen eines Löwenkäfigs, am „Dreck“ von Rind und Dromedar und einmal an meinen Haaren saugend.

Dinumma placens Wlk. (1*a*) an Stangen eines Löwenkäfigs saugend.

Mehrere weitere nicht näher bestimmte Arten, darunter auch die häufige Agaristide *Argyrolepidia sp.* 1 (nahe *megisto* Bsd.) an Stangen eines Löwenkäfigs, nahe Elefanten und Wasserbüffeln, sowie in Rinderställen.

Folgende Lepidopteren, die früher als (vermutlich) lacriphag angesehen wurden (Büttiker, 1964*b*), scheinen nach dem heutigen Stand nur Begleitarten zu sein: *Pingasa chlora*, *Peratophyga sp.* nahe *tonseae*, *Botyodes asialis*, *Glyphodes* [*Margaronia*] *stolalis*, *Bradina admixtalis*, *Blasticorhinus rivulosa*, *Nanaguna breviuscola*, *Hypena conscitalis*, *Lampides boeticus*.

5. ETHOLOGISCH-ÖKOLOGISCHER TEIL

5.1. Die Falter

5.1.1. *Aktivitätsperiode und Flugzeit*

Die bis jetzt bekannt gewordenen augenbesuchenden Lepidopteren saugen nur nachts. Die Noctuiden *L. griseifusa* und *A. sylvatica* erscheinen bei den Wirten kurz nach der Abenddämmerung (in Thailand je nach Jahreszeit zwischen 18 und 19 Uhr) und verschwinden erst kurz vor der Morgendämmerung. Mit kleinen örtlichen und jahreszeitlichen Schwankungen sind sie zwischen 21 und

24 Uhr am häufigsten. Arten der Gattung *Hypochrosis* (Geometridae) lassen sich schon sehen bevor es ganz dunkel ist, treten aber nach 22—23 Uhr (so mindestens in Chiengmai 1*c*) nur noch ganz vereinzelt bei den Wirten auf. Das Verschwinden der Falter ist gelegentlich sehr auffällig. Binnen 10—15 Minuten können alle Individuen aus der Umgebung der Wirte restlos verschwinden, ohne dass ein für uns wahrnehmbarer Anlass dafür vorliegt. Arten der Gattung *Pionea* und *Filodes* (Pyralidae) sind vornehmlich während der ersten Nachthälfte bei den Wirten aktiv. Die Notodontide *T. sommeri* erscheint in Malaya (11*a*, *b*) in Gruppen von 2—5 Individuen für jeweils 5—10 Minuten zwischen 2130 und 2330 Uhr.

Wie einige Markierungsversuche mit der eulacriphagen *L. griseifusa* zeigten, kann ein Individuum dieser Art einen Wirt während drei oder mehr Nächten befallen. Auch stellen sich sowohl frische wie stark abgeflogene Exemplare bei den Wirten ein.

L. griseifusa kommt während des ganzen Jahres vor, ist aber Anfang der Trockenzeit am häufigsten und gegen Ende der Trockenzeit am spärlichsten. Ähnliches gilt für die anderen lacriphagen Arten, bei denen jedoch die Häufigkeitsmaxima und -minima extremer sind, sodass die Arten während gewissen Perioden ganz fehlen können. Während bei *L. griseifusa* die Weibchen 80% der tränensaugenden Population ausmachen (Büttiker, 1967*a* und eigene Beobachtungen), fanden wir unter den lacriphagen Geometriden und Pyraliden fast nur Männchen.

5.1.2. *Einfluss äusserer Faktoren*

Regen scheint im allgemeinen keine hemmende Wirkung auf die Aktivität der Tränensauger zu haben. Im Gegenteil konnte bei verschiedenen Arten wiederholt beobachtet werden, wie bei den ersten Tropfen eines herannahenden Schauers eine ganz auffällige Zunahme der Falter folgte. Die Häufigkeit blieb während des Regens etwa konstant oder nahm langsam ab; meist stieg sie aber nach dem Ende des Schauers wieder etwas an. Natürlich zeigen sich die Falter bei ganz heftigen Platzregen nicht.

In windigen Nächten erscheinen ausgesprochen wenige Tränensauger, die dann auch grosse Mühe beim Landen an den Augen haben.

Lacriphage Falter konnten in der „kühlen" Jahreszeit bei den für Nordthailand äusserst niedrigen Temperaturen von 11—15° C ebenso aktiv sein wie in der warmen Jahreszeit bei 28—30° C.

Wetterumschläge sind meist mit einer Häufigkeitszunahme verbunden. Der erste Regen nach trockenen Tagen oder ein trockener Tag nach langer Regenperiode, eine warme Nacht nach einer kühlen sind meist von einer Zunahme der Häufigkeit begleitet.

Die Falter vermeiden die Nähe von Rauch erzeugenden Feuern, welche von

den Bauern sehr oft neben dem Vieh zum Fernhalten von Stechmücken angezündet werden.

Das Halten des Viehs in Ställen, die im Gebiet an mindestens einer Seite ganz offen sind, und unter Pfahlhütten oder -speichern (Abb. 8), hält die beiden eulacriphagen Noctuiden von den Wirten kaum etwas fern. Andere Tränensauger zeigen sich hier jedoch weniger oder gar nicht. Das Bellen der wütenden siamesischen Hunde während unserer nächtlichen Feldarbeiten verursachte oft grosse Panik unter Rindern und Büffeln, wodurch die Falter vertrieben wurden.

Abgesehen von der Geometride *Semiothisa fasciata*, die wie viele Begleitarten in Lichtfallen oder am Licht in Häusern angetroffen werden können, fielen die in der Nähe der Wirte durchgeführten Lichtfänge für Tränensauger immer negativ aus. Es ist sehr auffallend, wie Rinder in beleuchteten Ställen viel weniger durch Tränensauger aufgesucht werden als in unbeleuchteten. Wie auch schon Reid (1954) feststellte, stört künstliches Licht die Falter besonders im Fluge beim Aufsuchen der Augen, nicht aber während des Saugens. So vermag z.B. *L. griseifusa* die Augen eines Wirtes im Taschenlampenlicht nicht mehr aufzufinden. Ein ähnliches Verhalten tritt auch bei Früchtestechern auf; dies findet Verwendung bei der Abwehr dieser oft sehr schädlichen Schmetterlinge durch starke Lichtquellen (Nomura et al., 1965; Whitehead und Rust, 1967).

5.1.3. *Aufsuchen und Erreichen der Augen*

Über die Art der Orientierung von Tränensaugern beim Auffinden ihrer Wirte und deren Augen ist wenig bekannt. Wir haben festgestellt, dass Wasserbüffel, Rind und Elefant meist stärker befallen werden als der kleinere Sambar und dieser mehr als die noch kleinere Hirschziegenantilope; auf dem kleinsten Huftier, dem Zwergmoschustier, wurden bis jetzt überhaupt noch nie Tränensauger beobachtet. Jungtiere von Wasserbüffel, Rind und Elefant werden ebenfalls deutlich weniger von Tränensaugern aufgesucht als die Adulten derselben Art. Es ist somit wahrscheinlich, dass die Grösse der Wirte (durch das Ausmass der Silhouette und/oder der Körperverdunstung ?) eine gewisse Rolle als Anziehungsfaktor spielt. Es ist möglich, dass für das Auffinden des Wirtes aus grosser Entfernung ein Geruchsgradiend massgebend ist, während für die Ortung des Auges aus Distanzen unter einigen Metern auch der Gesichtssinn eine gewisse Rolle spielen mag. Letzteres dürfte namentlich für die eulacriphagen *L. griseifusa* und *A. sylvatica* zutreffen. Nach ihrer Ankunft umkreisen sie den Wirt einen Moment und fliegen dann plötzlich zielsicher auf das Auge zu, landen meist nur wenige Zentimeter unterhalb desselben und legen den Rest des Weges „zu Fuss" zurück. Ein direktes Anfliegen der Augen wurde auch von Reid (1954) bei *A. patricula*, *A. longivalvis* und *A. zanderi* und von Büttiker (1959) bei den beiden weiter oben genannten Arten beschrieben.

Dem gegenüber umfliegt die Pyralide *F. fulvidorsalis* manchmal minutenlang den Kopf des Wirtes und erreicht oft erst nach wiederholten Landeversuchen das Auge, welches sie, wie wir aus dem Verhalten schliessen möchten, anscheinend nur geruchlich wahrnimmt. Andere Pyraliden und die Geometriden sind etwas schneller im Erreichen des Auges. Die letzteren landen zwar oft in einiger Entfernung vom Auge, können sich aber dank den dorsal zusammengeklappten Flügeln und den kräftigen Beinen viel gewandter auf dem Fell des Wirtes bewegen und so das Auge leichter erreichen als die zartbeinigen und wegen der in Deltaform gehaltenen Flügel durch das Fell stark behinderten Pyraliden.

5.1.4. *Stellung beim Saugen*

Tränenflüssigkeit kann sowohl am Auge als auch an den Wangen, wo sie oft herunterfliesst, aufgenommen werden. Die beiden eulacriphagen Noctuiden wurden ausschliesslich beim Saugen am Auge selbst angetroffen. Die Falter können dabei rund um das ganze Auge herum sitzen (Abb. 39), meist trifft man sie aber in einem der Augenwinkel. Der Kopf ist dicht dem Lid genähert, sodass der Aktionsradius des Rüssels besonders gross ist. Die Flügelstellung ist flach dachförmig, die Fühler sind dem Rücken angelegt. Beim Saugen an geschlossenen Augen nimmt der Falter eine vornüber geneigte Stellung ein (Abb. 40), da der Rüssel ganz zwischen die Lider eingesenkt wird. Die oligo- und hemilacriphagen Pyraliden und Geometriden wurden ebenfalls an den Augen beobachtet, saugen aber auch die an den Wangen des Wirtes heruntergeflossenen Tränen auf, speziell beim Elefanten, Schwein und Tapir.

Die kleinen Pyraliden (*Pionea*-Arten) saugen vor allem im inneren (vordern) Winkel des Auges, da diese kurzrüsseligen Arten wegen der hier fehlenden Augenwimpern das Auge leichter erreichen können. Die grossen Pyraliden (*F. fulvidorsalis* und *Botyodes principalis*) sitzen meist einige Zentimeter unterhalb des Auges, welches sie mit ihren mehr als körperlangen Rüsseln leicht erreichen (Abb. 44). Die Flügel werden flach oder leicht nach oben gewinkelt getragen und die Fühler vornüber in „V“-Stellung gehalten.

Hypochrosis-Arten halten sich oft auch am äussersten Rande des oberen Lides auf, wo sie wegen der über dem Thorax zusammengeklappt getragenen Flügel über die Silhouette des Wirtes stark hinausragen und deshalb aus grosser Entfernung sichtbar sind. Trotz der Lidbewegungen vermögen sie am Lid festgeklammert zu bleiben.

Die Notodontide *T. sommeri* unterbricht beim Saugen den Flügelschlag nicht und hält sich nur mit den beiden Vorderbeinpaaren am Wirte fest (Abb. 10).

Auf der Suche nach Hautsekreten und Blut zeigen lacriphage und andere zoophile Geometriden, z.B. *Sabaria sp.* nahe *rondelaria*, *Semiothisa myandaria*, grosse Gewandtheit im Umherkrabbeln auf dem Rumpf der Wirte; der Rüssel

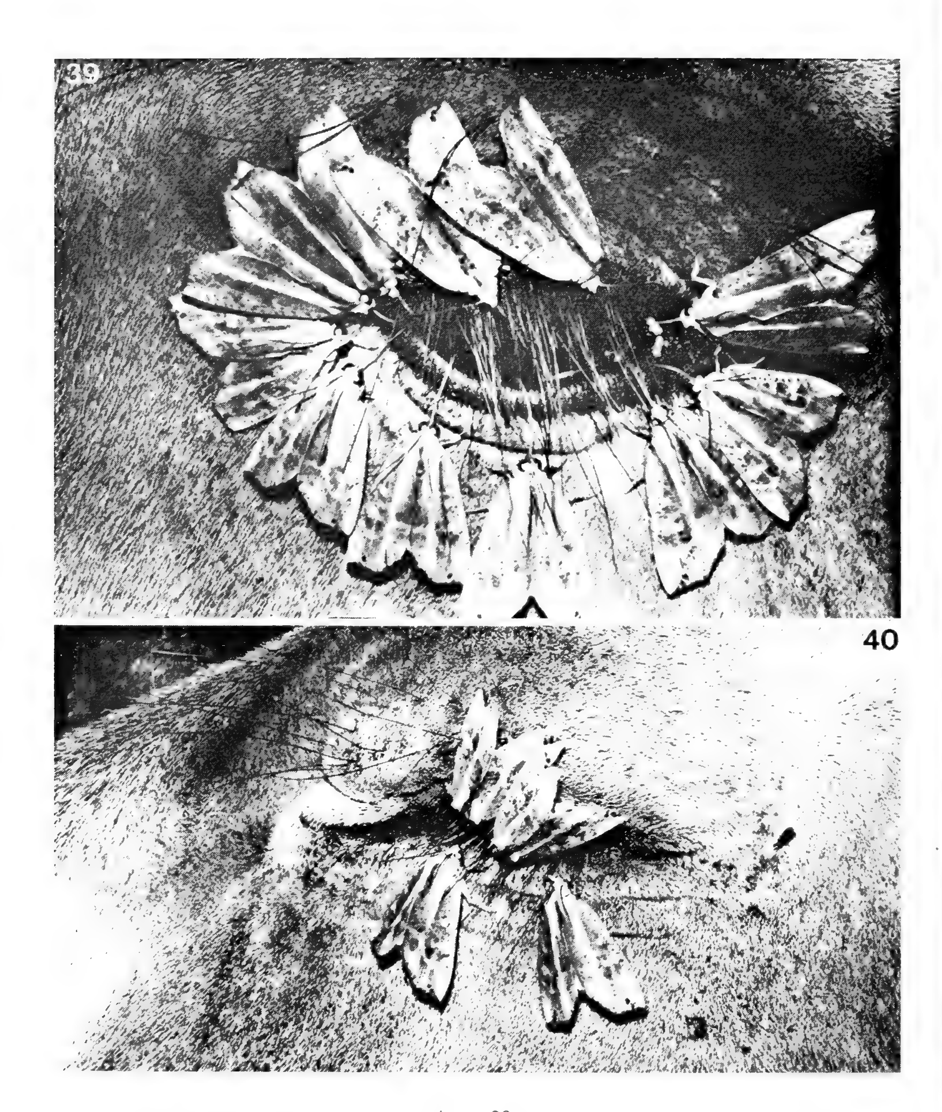


ABB. 39.

11 *L. griseifusa* saugen gleichzeitig an einem Auge eines Bantengs. Die Rüssel sind gut sichtbar.

ABB. 40.

Vier *L. griseifusa* saugen am *geschlossenen* Auge eines schlafenden Bantengs. Beachte die typische, vornüber geneigte Stellung der oberen Falter.

tastet dabei eilig Haut und Fell nach Nahrung ab. Pyraliden mit entsprechender Ernährungsweise bewegen sich eher ungeschickt und langsam im Fell fort.

5.1.5. *Stärke des Befalls und Ängstlichkeit während des Saugens*

Oft saugen mehrere Tränensauger gleichzeitig an einem Auge eines Wirtes (Abb. 9, 11, 39). So sind 6—9 *L. griseifusa* an einem Auge eines Wasserbüffels oder Rindes nicht selten; BÜTTIKER (1959) fand bis zu 12, und wir konnten einige Male sogar 13 Falter an einem einzigen Auge eines Bantengs nachweisen. Die nahverwandten *A. sylvatica* und *L. griseifusa* treten meist gemischt auf. Es können aber auch Vertreter ganz verschiedener Familien an demselben Auge vorkommen, z.B. *F. fulvidorsalis* mit *H. hyadaria* und drei *L. griseifusa* am Sambarauge. In all diesen Fällen vertreiben sich die Falter gegenseitig nicht, denn sie konkurrenzieren sich ja nicht, da bei starkem Befall das Auge stärker zur Tränenausscheidung gereizt wird.

Wenn allerdings über 8—10 Falter an einem Auge saugen, dann haben Neuankömmlinge oft Mühe, sich zwischen die schon Anwesenden hineinzuzwängen, denn diese sitzen oft schon so dicht aneinander, dass die Flügel des einen die des andern überlappen. Der Neuankömmling kann nicht über die Barriere der schon Saugenden klettern, weil er dabei den Halt verlieren würde; so dringt er mit ganz tief geducktem Kopfe unter die Flügel der schon vorhandenen Schmetterlinge vor und versucht sich Platz zu verschaffen. Oft muss er zurückweichen, weil es doch zu eng ist, oft wird er durch ein paar Flügelschläge der schon saugenden Falter vertrieben und muss einen günstigeren Ort aufsuchen. Dies geschieht meist ohne wegzufliegen, indem der Falter zu Fuss eine geeignetere Stelle aufsucht.

Die Stärke des Befalls hängt von Wetter, Jahreszeit, Landesteil, Art, Alter und Anzahl der Wirte ab (Kap. 5.1.3. und 5.2.5.), sie wird aber auch sehr stark durch den Aufenthaltsort des Wirtes (z.B. günstig im Wald, ungünstig auf offener Flur oder im Stallinnern) und durch sein Verhalten (leichtes Bewegen günstig, Schlafen und heftiges Bewegen ungünstig) beeinflusst.

Ferner sind auch individuelle Unterschiede im Befallsgrad zu vermerken. In einer Büffelherde verteilt sich eine Gruppe von *L. griseifusa* nicht gleichmässig auf die verschiedenen Tiere, sondern konzentriert sich oft auf die Augen weniger Wirte, während andere Tiere nicht befallen sind. Da solche stark befallene Wirte oft reichlicheren, bis auf die Wangen hinunterreichenden Tränenfluss aufweisen, wurde der kranke Zustand der Augen als wirksamer Anziehungsfaktor angesehen. Es muss jedoch berücksichtigt werden, dass starker Tränenfluss nicht Ursache zu sein braucht, sondern auch Folge des Auftretens vieler Falter an einem Auge sein kann. Neben dem Gesundheitszustand des Auges könnte auch ein Herdentrieb der Falter wirksam sein, bei dem die Anlockung durch die

schon am Auge anwesenden Falter erfolgt, welche die genaue Lage der Nahrungsstelle visuell, wie bei *Catopsilia*-Arten (COLLENETTE, 1928), oder/und geruchlich, wie bei *Musca domestica* (WIESMANN, 1961, 1962) anzeigen.

Die Ängstlichkeit der Falter ist sehr verschieden. I. allg. zeigen sie sich umso weniger ängstlich, je länger sie schon am Saugen sind. Ihre Sinne scheinen durch den Ergasmus des Saugens abgestumpft zu werden. Andererseits bestehen artliche Unterschiede. Die sehr scheue *F. fulvidorsalis* verlässt das besaugte Auge des Wirtes oft schon bei geringsten Störungen, wie Kopfbewegung des Wirtes, Bewegungen anderer Tiere oder der beobachtenden Person oder das schwache Licht der Taschenlampe. Dem gegenüber ist *L. griseifusa* ein sehr hartnäckiger Sauger. Lidbewegungen, Schütteln des Kopfes, Schlagen mit den Ohren haben i. allg. ebenso wenig Wirkung wie Beleuchtung durch das Taschenlampenlicht oder sogar durch Blitzlicht aus nur 15 cm Entfernung. Selbst das Umherspringen des Wirtes erweist sich oft als erfolglos. Die anderen Tränensauger nehmen eine Mittelstellung ein. Auch die scheuesten Tränensauger scheinen aber durch die Lidbewegungen nicht beeinflusst zu werden, wenn auch der Rüssel manchmal kurz zurückgezogen wird. Die Falter haben sich an diese natürlichen Bewegungen des Auges offenbar angepasst.

5.1.6. *Saugakt*

Feldbeobachtungen ergaben, dass bei lacriphagen Lepidopteren kein Stechakt auftritt. In der Tat zeigen stechende Schmetterlinge ein auffälliges Verhalten (BÄNZIGER, 1968, 1969, 1970), das bei Tränensaugern nie beobachtet wurde. Es konnte auch nie ein auch nur teilweise in irgendein Gewebe eingedrungener Rüssel gesehen werden. Einige Arten haben aber ein besonderes Saugverhalten entwickelt.

a) Saugen an offenen Augen

Der Rüssel der eulacriphagen *L. griseifusa* und *A. sylvatica* wird in unregelmässigen Abständen von ¼—1 Sekunde auf der Augapfeloberfläche ruckweise hin und her bewegt. Nach mehreren solchen Bewegungen verweilt er 1—5 Sekunden im Winkel zwischen Auge und Lid, wo sich wegen der Kapillarwirkung am meisten Tränenflüssigkeit angesammelt hat, bevor dann die Zuckbewegungen erneut durchgeführt werden. Es besteht kaum ein Zweifel, dass durch diese Rüsselbewegungen das Auge des Wirtes gereizt und zu erhöhter Tränenausscheidung veranlasst wird. Es ist möglich, dass während dieser Bewegungen zeitweise die Dorsalseite des Rüssels mit den verlängerten Sensillen (Abb. 54, 60) mit der Kornea in Berührung kommt, was die Reizwirkung verstärken dürfte. Auf Rüsselbewegungen haben auch POULTON (1915) und REID (1954) bei *A. longi-*

valvis, *A. patricula* und *A. zanderi* hingewiesen und ebenfalls als eine zur Stimulierung der Tränenausscheidung dienende Verhaltensweise gedeutet.

Die beiden erstgenannten Noctuiden unterbrechen gelegentlich das Saugen für mehrere Sekunden, selten bis einige Minuten, wobei sie den Rüssel entweder an Ort und Stelle belassen oder zurückziehen können. Die Ursache liegt möglicherweise in einer temporären Überfüllung des Magens wegen einer zu schnellen Flüssigkeitsaufnahme, der die wässerige Analausscheidung (Kap. 5.1.7.) nicht folgen kann; diese dauert nämlich trotz Unterbruch des Saugens unvermindert fort. Natürlich können auch Ermüdung oder Gefahrwitterung eine Rolle spielen.

Bei kleinäugigen Wirten (z.B. Mensch, Ziege) wird der Rüssel oft unter das Lid geschoben.

Geometriden (*Hypochrosis*-Arten) und Pyraliden (*Filodes*- und *Pionea*-Arten) saugen in der üblichen Weise wie die meisten Lepidopteren, d.h. ohne die beschriebenen Rüsselzuckungen. Die kurzen Rüssel der Geometriden bewegen sich aber aktiver als die langen fadenförmigen Rüssel der Pyraliden.

b) Saugen an geschlossenen Augen (Abb. 40)

L. griseifusa wurde oft beim Saugen an geschlossenen Augen angetroffen: der Rüssel war mehr oder weniger vollständig zwischen den aneinanderliegenden Lidern eingesunken. In Vollmondnächten konnte beobachtet werden, dass *L. griseifusa* am geschlossenen Auge schlafender Rinder landen und den Rüssel zwischen die beiden Lider hineinschieben kann, ohne dass der Wirt das Auge öffnet. Der Rüssel kann durch hohen Blutdruck in den Galeae anscheinend genügend steif gemacht werden für diesen Vorgang, der wahrscheinlich durch das Zusammenspiel der antiparallelen Galeaverschiebung mit der Oberflächenstruktur des Rüssels wesentlich erleichtert wird (S. 1440). Der Rüssel kann wegen der aneinanderliegenden Lider nicht mehr hin- und herzucken — ein nunmehr unnötiger Vorgang, denn das Auge wird anderweitig gereizt (S. 1437). Auch die Haltung des Falters ist wie erwähnt (S. 1417) anders.

Lacriphage Geometriden und Pyraliden können ihren schwachen Rüssel nicht zwischen die Lider eines geschlossenen Auges hindurchzwängen. Sie ziehen ihn sogar zurück, wenn der Wirt das Auge schliesst und müssen sich dann mit der sich ausserhalb des Auges befindlichen Tränenflüssigkeit begnügen.

5.1.7. *Wässerige Analausscheidung und Saug-Ruhepause*

Lepidopteren, die viel Flüssigkeit aufnehmen, scheiden diese mehr oder weniger gut filtriert am Anus wieder aus. Bei den eulacriphagen Arten ist dies sehr auffällig und findet hauptsächlich während des Saugens statt. Durch ein sehr schnelles, gleichzeitiges Aufrichten, Verdrehen und Verkürzen des Hinterleibs wird ganz regelmässig alle 6—7 Sekunden plötzlich ein wasserklares Tröpf-

chen ausgepresst, das zu Boden fällt oder am Fell des Wirtes hängen bleibt. (Bei einem Exemplar von *L. griseifusa* wurde durchgehend alle 12—15 Sekunden die doppelte Menge ausgeschieden). Die Analausscheidung setzt einige Minuten nach Saugbeginn ein.

F. fulvidorsalis scheidet in unregelmässigen Abständen (alle 15—40 Sekunden) ohne Hinterleibsbewegungen ein verglichen mit Noctuiden etwas dickflüssigeres Tröpfchen aus. Bei den Geometriden und den kleinen Pyraliden beginnt die Ausscheidung meist erst während der Saug-Ruhepause; sie erfolgt viel langsamer, das Tröpfchen wächst allmählich heran. Allmähliches Ausscheiden stellte Reid (1954) auch bei der Noctuide *A. zanderi* fest.

Tränensauger unterbrechen mehr oder weniger regelmässig die Nahrungsaufnahme während längerer Zeit. Sie verlassen mit schwerfälligem Fluge das Auge und lassen sich in der Nähe des Wirtes auf Pflanzen, Pfosten oder Maschen des Zaunes, gelegentlich aber auch auf dem Fell des Wirtes nieder. Bevor sie erneut auf Nahrungssuche gehen, verweilen sie hier etwa 10—60 Minuten in einem Ruhezustand; die Flügel bleiben dabei bei den Noctuiden flach ausgebreitet, bei den Geometriden V- förmig gestellt; die Tiere zeigen also nicht die typische Schlafstellung.

Die Pyraliden und die Notodontide *T. sommeri* entfernen sich weit, wenn sie den Wirt verlassen und es konnte nicht festgestellt werden, ob sie ebenfalls eine Saug-Ruhepause zeigen.

5.1.8. *Saugdauer*

Die Ermittlung der Gesamtsaugdauer eines Falters während einer Nacht ist sehr schwierig. Die Falter wechseln oft den Wirt; sie brechen das Saugen zeitweise ab, ohne den Wirt zu verlassen und oft ohne den Rüssel zurückzuziehen; sie werden durch äussere Faktoren direkt oder indirekt über den Wirt (Hundebellen!) erschreckt und zum Einstellen des Saugens veranlasst. Der Hungergrad und die Qualität der Nahrung beeinflussen wahrscheinlich die Saugdauer ebenfalls.

Eine *L. griseifusa* konnte während 2 Stunden beim Saugen am Auge eines Wasserbüffels überwacht werden, worauf die Beobachtung leider eingestellt werden musste. In verschiedenen weiteren Fällen wurde der Falter vor Ablauf von zwei Stunden durch den Wirt verscheucht. Die Feststellung, dass nach der Saug-Ruhepause die Noctuide oft erneut einen Wirt befällt, lässt die Annahme zu, dass sie wahrscheinlich während einer bis mehrerer Stunden pro Nacht saugt.

F. fulvidorsalis saugte nach unseren Beobachtungen maximal 30 Minuten lang an einem Wasserbüffel. Wegen ihrer Scheuheit kann sie i. allg. jedoch nur wenige Minuten saugen. *Pionea-* und *Hypochrosis*-Arten saugen nur kurz, auch wenn sie nicht durch äussere Einflüsse zum Einstellen des Saugens veranlasst werden: 1—5 Minuten. Sie können sich jedoch nach den jeweiligen Saug-Ruhe-

pausen wiederholt an Augen setzen. Wie später gezeigt wird, sind die grossen Unterschiede in der Saugdauer zwischen diesen Familien physiologisch-anatomisch bedingt.

Die Notodontide *T. sommeri*, die wegen ihrer Grösse und Plumpheit von den Wirten nicht toleriert wird, kann nur ganz kurz saugen, selten über 10 Sekunden, aber rastlos unternimmt sie immer wieder neue Angriffe.

5.1.9. *Aufnahme anderer Körperflüssigkeiten und Nahrungen*

Zwischen *L. griseifusa*, welche nach den bis heute gemachten Beobachtungen anscheinend ausschliesslich lacriphag ist, und *Nobilia obliterata*, die nur einmal am Auge eines Wasserbüffels angetroffen wurde und sonst regelmässig die Wirte umflog und auf dem Rumpf derselben Hautsekrete aufnahm, gibt es alle Übergänge. Die Häufigkeit der Aufnahme verschiedener Nahrungen durch lacriphage Lepidopteren ist in der Tabelle 5 wiedergegeben.

Es kommen in Frage (Einzelheiten S. 1450*f*): *a)* Hautsekrete (Schweiss, Talg, Duftstoffe) (Abb. 1, 43), *b)* Blut (wenn frei vorhanden an Wunden oder in Form kleiner, von Stechmücken anal ausgeschiedener Tröpfchen und *c)* „Dreck" (gegärter urin- und kothaltiger Schlamm; reiner, frischer Kot und Urin wurden kaum je aufgenommen) (Abb. 11); gelegentlich Speichel, Nasenschleim und Ohrenschmalz.

Diese Stoffe können sowohl am Rumpf, als auch an Pflanzen, Käfigstangen, etc., wo sie abgestrichen wurden, und am Boden aufgenommen werden. Auf 1 m^2 Boden konnten bis zu 10 „Dreck" saugende Falter beobachtet werden. *Hypochrosis*-Arten, *Sabaria sp.* 1, *Pyrausta coclesalis*, gelegentlich *Pionea*-Arten, nehmen Blut besonders gierig auf (Abb. 41, 42). Die sehr häufige, aber nur gelegentlich auf den Wirten vorkommende *Pagyda salvalis* wurde in grosser Zahl auf einem Wasserbüffel (1*k*) beobachtet, der mit Bluttröpfchen geradezu übersät war (ein altes Tier, das sich nicht gegen Stechmücken wehren konnte). Ein ähnlicher Fall bei einem Rind ist bei BÄNZIGER (1971*a*) geschildert. Bei einigen Elefanten (3) waren chronisch entzündete Wunden (Befall durch Dipterenlarven ?) besonders umschwärmt. Blutsaugen tritt am stärksten gegen Ende der Regenzeit auf, wenn die Mückenplage ihren Höhepunkt erreicht hat. Ruhige, unempfindliche Tiere (Wasserbüffel, Tapir, Schwein) sind stärker durch Mücken befallen und werden darum auch öfters durch Falter aufgesucht; dasselbe gilt für jene Stellen des Wirtkörpers, die durch den Schwanz nicht erreicht werden können (Bauch, Hals, vorderer Rumpfteil) oder die nur leicht behaart sind und eine dünne Haut aufweisen (Beine).

Tau wird nur da aufgenommen, wo er mit umherstreifenden Tieren in Berührung gekommen ist.

Nektar wird von hemi- und oligolacriphagen Faltern aufgenommen, an-

TABELLE 5

Aufnahme verschiedener Flüssigkeiten durch lacriphage Falter

	Tränenflüssigkeit		Haut-sekrete u./od. Blut	Abge-strichene Haut-sekrete	Dreck	Bemerkungen
	an Augen	an Backen				
GEOMETRIDAE						
Hypochrosis hyadaria	90 (33)	20 (7)	100 (36)	10 (4)	40 (15)	15 herumfliegend (5)
Hypochrosis flavifusata	95 (34)	20 (7)	100 (36)	10 (4)	40 (14)	15 herumfliegend (5)
Hypochrosis iris	25 (46)	5 (9)	10 (18)	?	15 (27)	
Hypochrosis pyrrhularia	8 (26)	3 (10)	—	2 (7)	2 (7)	15 herumfliegend (50)
Hypochrosis sp. 1	13 (43)	4 (13)	—	—	3 (10)	10 herumfliegend (34)
Hypochrosis sp. 2	20 (31)	5 (8)	15 (23)	10 (15)	0 (0)	15 herumfliegend (23)
Nobilia turbata	5 (12)	1 (2)	10 (24)	—	0 (0)	25 herumfliegend (62)
Nobilia obliterata	1 (4)	—	10 (48)	—	0 (0)	10 herumfliegend (48)
Gen. ? sp. ?	1	—	—	—	—	
Scopula attentata	2 (4)	2 (4)	10 (20)	15 (31)	20 (41)	viele herumfliegend
Scopula pulverosa	1 (3)	2 (9)	?	10 (44)	10 (10)	viele herumfliegend
Scopula fibulata	1	—	—	—	—	
Somatina anthophilata	3	1	4	—	1	
Problepsis albidior	3	—	—	—	—	
Problepsis conjunctiva	1	—	—	—	—	
Antitrygodes divisaria	1	—	—	—	—	
Semiothisa fasciata	4 (9)	4 (9)	10 (23)	?	25	oft am Licht
Semiothisa nora	1	4	3	—	0	
Semiothisa elvirata	1	—	—	—	—	
Semiothisa sp. 1	1	—	—	—	—	
PYRALIDAE						
Botyodes flavibasalis	4	—	—	—	—	
Botyodes principalis	1	—	—	—	—	
Meroctena tullalis	2 (4)	3 (7)	5 (13)	15 (38)	15 (38)	
Filodes fulvidorsalis	150 (85)	5 (3)	0 (0)	10 (6)	10 (6)	1 nektarsaugend
Pionea aureolalis	35 (37)	10 (10)	25 (26)	10 (10)	15 (17)	
Pionea damastesalis	40 (50)	10 (13)	15 (18)	5 (6)	10 (13)	
Hyalobathra rubralis	3 (9)	1 (4)	—	10 (35)	15 (52)	
Sylepta leopardalis	3 (13)	1 (4)	20 (83)	?	?	
Sylepta sp. 1	2 (5)	1 (2)	?	10 (23)	30 (70)	
Epipagis pictalis	7 (47)	3 (20)	—	—	—	5 herumfliegend
Pagyda fulvistriga	1	?	1	—	—	
Haritala sp. 1	—	1	—	1	—	
Pagyda salvalis	2 (<1)	2 (<1)	20 (8)	>100 (>45)	>100 (>45)	
Thliptoceras cascalis	—	1	—	—	—	
NOCTUIDAE						
Lobocraspis griseifusa	2400 (99,9)	2 (0,01)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	
Arcyophora sylvatica	50 (98)	1 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	
NOTODONTIDAE						
Tarsolepis sommeri	40 (33)	10 (8)	?	—	0 (0)	30 herumfliegend (26), 40 Nasen- u. Mundsekrete saugend (33)

Zahlen ohne Klammer = Anzahl beobachteter Falter; Zahlen in Klammern = Prozente; 0 = negativer Befund; ? = unsicherer Befund; — = keine Angaben vorhanden oder nicht untersucht.

scheinend aber nicht durch die eulacriphagen. *F. fulvidorsalis* wurde beim Saugen von Nektar an einer unbekannten Blume angetroffen; BÜTTIKER (1967*a*) sah viele *Pionea damastesalis* auf blühenden *Terminalia*-Bäumen.

H. hyadaria, *Sabaria sp.* 1 und einige weitere Geometriden und Pyraliden saugten Tränen- und Körperflüssigkeiten einer etwa 24 Stunden früher gestorbenen Kuh. Leider wurde dann das Tier entfernt und es konnte nicht festgestellt werden, ob auch Flüssigkeiten verwesender Aase aufgenommen werden, wie es

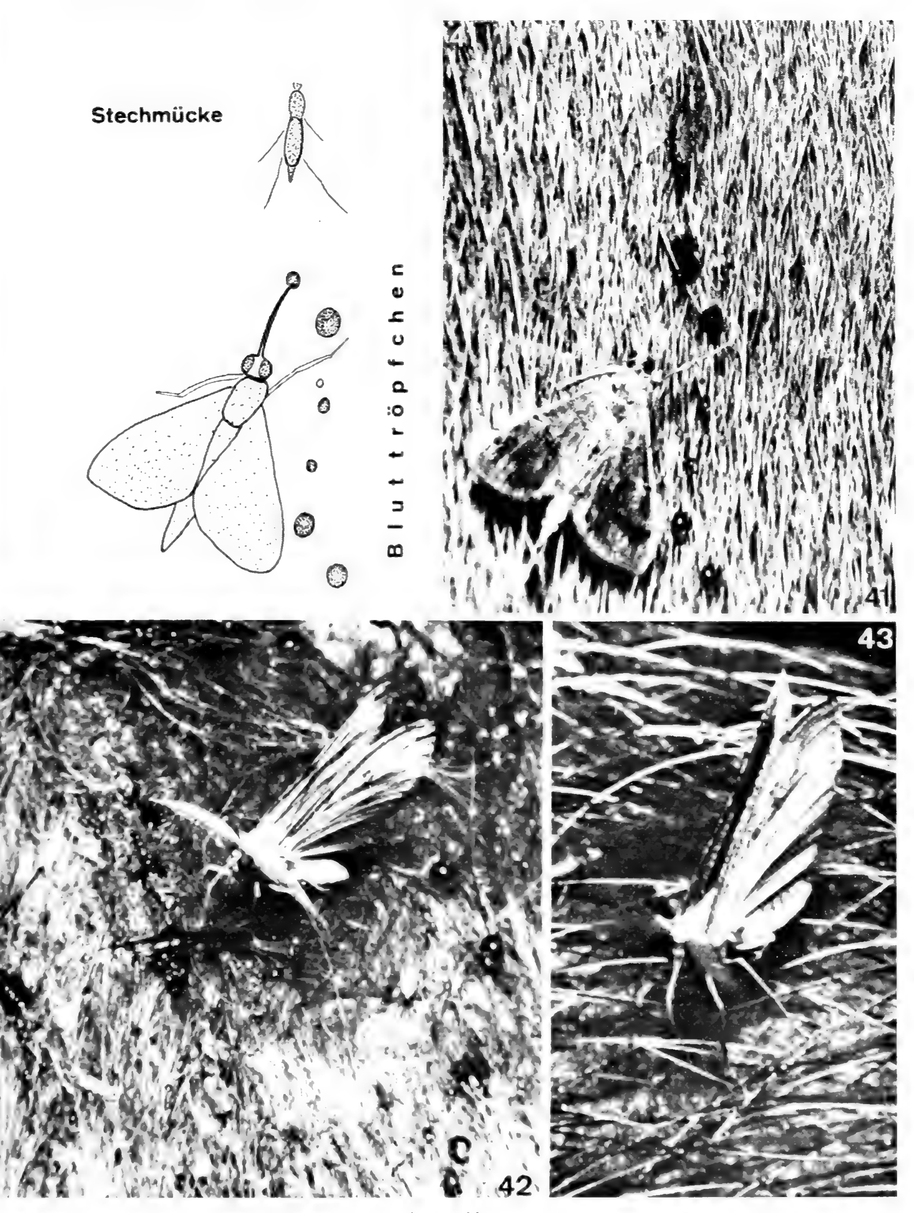


ABB. 41.
Pagyda salvalis beim Aufnehmen der von einer Stechmücke ausgeschiedenen Bluttröpfchen. Wirt: Rind.

ABB. 42.
H. flavifusata beim Saugen von Blut, das von Stechmücken ausgeschieden wurde, die zu hunderten eine kranke Kuh befallen.

ABB. 43.
H. iris saugt Hautsekrete auf einem Schwein.

für gewisse Papilioniden, Satyriden, Nymphaliden, Hesperiiden, Sphingiden, Noctuiden, Geometriden, Pyraliden (REMINGTON, 1947; REED, 1958; PAYNE und KING, 1969) nachgewiesen ist.

Obwohl einige Lepidopteren sich gerne an Salzlecken ansammeln, haben im Käfig gehaltene Tränensauger Salzlösungen verschiedener Konzentrationen nicht angetastet (BÜTTIKER, persönliche Mitteilung, und eigene Versuche). An einer im Freien (1*c*) aufgestellten Salzkrippe für Ziegen wurden nie Nachtfalter angetroffen, obwohl wegen des Regens alle Konzentrationsgradienten vorkommen mussten. COLLENETTE (1928) beschreibt ähnliche Beobachtungen.

Es wurde festgestellt, dass, abgesehen von den eulacriphagen Arten, in Thailand die Aufnahme der verschiedenen Nahrungen jahreszeitlichen Schwankungen unterliegt. Während der Regenzeit und der kühlen Jahreszeit sind „Dreck", von Stechmücken ausgeschiedenes Blut und Hautsekrete (die wegen der hohen Luftfeuchtigkeit schlecht verdunsten) viel reichlicher vorhanden und werden auch häufiger aufgenommen als während der Trockenzeit; während dieser werden vermehrt Augensekrete gesaugt.

5.1.10. *Biotop*

Wir fanden lacriphage Lepidopteren nur im Wald, am Waldrand und in einer anschliessenden Zone von einigen Kilometern Breite. In waldfernen Gebieten mit ausgedehnten Monokulturen, z.B. in den Reisfeldern in Zentralthailand, wurden keine Tränensauger beobachtet. Es ist anzunehmen, dass die Futterpflanzen der Raupen dieser Falter in solchen Gebieten fehlen.

Nach den Beobachtungen in Chiengmai (1) treten Tränensauger hauptsächlich in den von KÜCHLER und SAWYER (1967) als „Vegetation der unteren Berghänge" bezeichneten Pflanzengesellschaften (S. 7) auf. Es muss jedoch berücksichtigt werden, dass in höheren Zonen eine viel kleinere Anzahl von Wirten untersucht wurde.

In dem von uns untersuchten Gebiet unterscheidet sich die lacriphage Lepidopterenfauna der Monsunwaldzone deutlich von jener der Regenwaldzone, nämlich: *a)* in der grösseren Artenzahl, *b)* grösseren Individuenzahl und *c)* vor allem in der viel ausgeprägteren lacriphagen Ernährungsweise der Falter in der Monsunwaldzone. Im untersuchten Regenwaldgebiet gibt es keine eulacriphage Arten und ausser einer einzigen hemilacriphagen wurden nur 11 oligolacriphage Arten (gegenüber 2, bzw. 7, bzw. 22 in der Monsunwaldzone) an Augen beobachtet (6 davon in beiden Zonen). Die Befunde im nördlichen Argentinien und südlichen Brasilien, in verschiedenen Gebieten Afrikas und speziell in Südindien, Ceylon, Nepal und Ostpakistan (BÜTTIKER, 1967*b*, *c*, 1969*a*, *b*) scheinen ebenfalls darauf hinzuweisen, dass das Hauptverbreitungsgebiet der Tränensauger in tropischen Gebieten mit einer niederschlagsarmen Jahreszeit liegt.

5.2. Die Wirte (ohne den Menschen)

5.2.1. *Überblick*

Als Wirte haben sich bis jetzt nur Säugetiere der Ordnungen Artiodactyla, Perissodactyla, Proboscidea und, als gelegentlicher Wirt, der Mensch herausgestellt. Bis zur Zeit vor unseren Untersuchungen 1965—1967 waren 9 Wirte aus Amerika, Afrika und Asien bekannt (vor allem Büttiker, 1964*b*): Rind, Wasserbüffel (*Bubalus bubalis* L.), Schaf (*Ovis aries* L.), Sambarhirsch (*Cervus unicolor* Kerr), Schwein, Pferd, Esel, Maultier, Elefant (*Elephas maximus* L.). Wir stellten weitere 11 Wirte fest: Banteng (*Bos javanicus* D'Alt.), Ziege (*Capra hircus* L.), Nilgauantilope (*Boselaphus tragocamelus* Pallas), Hirschziegenantilope (*Antilope cervicapra* L.), Muntjak (*Muntiacus muntjak* Zimm.), Rothirsch (*Cervus elaphus* L.), Damhirsch (*Dama dama* L.), Schweinshirsch (*Hyelaphus porcinus* Zimm.), Wildschwein (*Sus scrofa jubatus* Miller), malayischer Tapir (*Tapirus indicus* Desm.) und Mensch; wahrscheinlich ist auch das Dromedar (*Camelus dromedarius* L.) ein Wirt lacriphager Lepidopteren. Unterdessen sind noch die Elenantilope (*Taurotragus oryx* Pallas) und der Axishirsch (*Axis axis* Erxl.) als Wirte beobachtet worden (Büttiker und Whellan, 1966; Büttiker, 1969*b*).

Es müsste eigentlich zwischen dem europäischen Hausrind (*Bos taurus* L.) und dem Buckelrind oder Zebu (*Bos indicus* L.) unterschieden werden, da sie aber durch viele Rassen vertreten sind und die durch Kreuzung entstandenen Übergänge völlig fliessend geworden sind, ist der schon seit langem stillschweigend benutzte Sammelbegriff „Rind" berechtigt.

5.2.2. *Kurze Charakterisierung der untersuchten Wirte*

(Näheres über die Wirtarten und ihre lacriphagen Lepidopteren siehe Tabellen 3, 4 und 7)

Artiodactyla

Bovidae

Rind, Zebu, Banteng, Wasserbüffel (Abb. 9—12, 39, 40)

Untersucht: Mit Ausnahme des Bantengs, von dem nur ein einziges Individuum während 22 Inspektionen (I—II) [1] in (1*a*) beobachtet werden konnte, wurden diese Wirte nahezu in allen Sammelorten in Thailand und Malaya untersucht (Tabelle 6.)

[1] Die römischen Zahlen betreffen die Monate und sind nur dann angegeben, wenn das betreffende Tier weniger als die anderen Tiere desselben Untersuchungsortes (Daten in Kapitel 3) untersucht wurde.

TABELLE 6

Untersuchungsort und Anzahl einiger untersuchter Wirte

Untersuchungsorte / Wirte	1b	1c	1d	1e	1f	1g	1h	2	3	4a	4b	4c	5	6a	7	8	10	11a	12	13	
Wasserbüffel	4	—	1	—	—	—	12	10	15	—	15	8	40	5	30	50	40	30	5	—	3[illegible]
Rind, Zebu	100	60	1	>100	—	0-300	—	10	5	400	4	25	30	5	15	50	60	5	10	—	
Schwein	5	4	5	>80	—	—	—	—	—	—	—	5	20	200	—	—	—	—	—	20	
Pferd	—	—	—	—	120	20	—	—	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	

Befall: Es sind die am stärksten befallenen Wirte; Fälle mit 6—8 Faltern an einem Auge sind nicht selten; die Rekordzahl betrug 13 *L. griseifusa* an einem Bantengauge. Da jedoch Tränensauger nur in der Nähe von Wäldern vorkommen, leiden die in der waldlosen Zentralebene gehaltenen Haustiere nicht unter diesen Lepidopteren.

Verhalten bei Befall: Abwehrreaktionen gegen Tränensauger sind meist schwach. Diese Wirte sind eher unempfindlich und haben sich offenbar an diese Plage gewöhnt.

Zustand der Augen: Es tritt oft starker Tränenfluss auf, dem nicht selten Eiter beigemischt ist. Die Tränen können weit an den Backen herunterrinnen: Konjunktivitis, „pink eyes", Korneatrübung, Würmer (speziell die Nematode *Thelazia rhodesii* DESM.) kommen oft vor.

Besonderes: Aufnahme von Hautsekreten und Blut durch zoophile Falter ist beim Wasserbüffel häufiger als bei den anderen 3 Wirten, da bei diesen dank dem viel dichteren Fell sowohl den blutausscheidenden Stechmücken als auch den sekretsaugenden Faltern der Zugang erschwert ist.

Schaf und Ziege

Untersucht: 6 Schafe in einem winzigen, halboffenen Stall in (6*d*) während 13 Inspektionen, rund 40 Ziegen in (1*c*) und zwei kleinwüchsige siamesische Bergziegen in (1*a*) während 50 Inspektionen (II—IX).

Befall: Die Wirte wurden nur gelegentlich von Tränensaugern umflogen und noch seltener landeten Falter an den Augen.

Verhalten bei Befall: Je nach dem, ob die Schafe wach oder schläfrig waren, verscheuchten sie die Tränensauger mehr oder weniger stark, während die Ziegen immer sehr heftig mit Ohrenschlagen und Kopfschütteln gegen Störenfriede reagierten.

Besonderes: Auf 40 Ziegen, die in einem ziemlich gut verschlossenen Stalle gehalten wurden, sind nie Tränensauger angetroffen worden. Es ist anzunehmen, dass im Freien gehaltene Ziegen und Schafe wesentlich mehr durch Tränensauger aufgesucht werden, als wie in Tabelle 5 angegeben. Der Zustand der Augen schien normal zu sein.

Nilgau- und Hirschziegenantilope

Untersucht: 4 Nilgau- und eine Hirschziegenantilope wurden während 21 Nächten in (11*b*) untersucht.

Befall: Mässig bei der Nilgau- und spärlich bei der Hirschziegenantilope.

Verhalten bei Befall: Abwehrreaktionen sind schwach bis stark bei der Nilgau-, eher stark bei der Hirschziegenantilope.

Besonderes: Das Arbeiten ist mit beiden Tieren sehr mühsam: das erstere ist hinterhältig und das zweite sehr scheu.

Cervidae

Sambar, Muntjak, Rothirsch, Damhirsch und Schweinshirsch

Untersucht: 4 Sambars und 1 Muntjak wurden während 80, respektive 60 Nächten in (1*a*), 2 weitere Sambars, 2 Damhirsche, ein Rothirsch und 4 Schweinshirsche wurden während 21 Nächten in (11*b*) untersucht.

Befall: Ziemlich stark beim Sambar, weniger ausgesprochen bei den anderen Arten.

Verhalten: Im Gegensatz zu den anderen Arten wehrt sich der Sambar nur mässig gegen Falter.

Besonderes: Die männlichen Sambars waren entweder sehr ängstlich, wie die anderen vier Arten, oder dann sehr aggressiv, während die Weibchen zu den zutraulichsten Tieren überhaupt gehörten.

Suidae

Hausschwein und Wildschwein (Abb. 43)

Untersucht: Wildschweine wurden während 60 Nächten in (1*a*) untersucht. Hausschwein siehe Tabelle 6.

Befall: An den Augen kommen nicht sehr oft Falter vor. Hingegen bieten diese Wirte wegen ihrer Unempfindlichkeit und dadurch auch wegen des starken Befalls durch blutausscheidende Stechmücken reichlich Nahrung für die blut- und hautsekretsaugenden Lepidopteren. Wegen der Vorliebe der Wirte für schlammige Stellen werden auch sehr viele „Dreck"-Sauger angezogen. Ausser

je 1 Exemplar von *L. griseifusa* und *A. sylvatica* suchten nur Geometriden und Pyraliden diesen Wirt auf.

Verhalten: Es wurden keine Abwehrreaktionen bei diesen unsensiblen Wirten festgestellt.

Perissodactyla

Equidae

Pferd, Esel und Maultier (Abb. 14)

Untersucht: 2 Esel wurden in (11*b*) während 21 und 80 Maultiere in (1*f*) während 5 Nächten untersucht; wegen Pferden siehe Tabelle 6.

Befall: Wir haben nur eine mässige Besuchsfrequenz feststellen können. de Joannis (1911) und Shannon (1928) haben in Afrika, bzw. Südamerika eine starke Frequenz bei Pferden beobachtet.

Besonderes: Yünnanponies zwinkern stark mit den Augen, wenn sie befallen sind. Sie verfügen über eine lange Mähne, die über das Gesicht niederfällt und die Augen gut verdeckt, sodass die Tränensauger Mühe haben, die Augen zu erreichen.

Tapiridae

Malayischer Tapir

Untersucht: 2 Exemplare wurden während 21 Nächten in eher ungünstiger Umgebung in (11*b*) untersucht.

Befall: Nur zwei zoophile Falter wurden auf diesem Wirt angetroffen: *Semiothisa nora* (an einem Augenausfluss) und *C. eustrigata* (Blut durch Einstich in die Haut saugend).

Proboscidea

Elephantidae

Indischer Elefant (Abb. 13)

Untersucht: 2—5 Elefanten wurden während 10 Tagen in (2), 2—3 Individuen während 3 Wochen in (3), 4 Individuen 3 Wochen lang in (11*b*), 2 Individuen 2 Tage in (8) und 3 Individuen in (1*a*) untersucht (XI—IV).

Befall: Ähnlich wie beim Schwein nehmen Falter Tränenflüssigkeit weniger auf als Hautsekrete. Wie beim Schwein sind fast nur Geometriden und Pyraliden daran beteiligt (einige *L. griseifusa* landeten nur kurz einige Male auf dem Rumpf und dem Kopf, anscheinend ohne Nahrung aufzunehmen).

Verhalten: Augenbesuchende Schmetterlinge scheinen Elefanten nicht stark zu stören. Ausserdem können sie sie leicht durch ihr lebhaftes Ohrschwingen fernhalten und mit dem Rüssel vom Auge vertreiben.

Besonderes: Augenausflüsse sind praktisch bei allen Elefanten vorhanden, wenn auch meist nicht eitrig. Dieses Überfliessen der Tränen scheint nicht krankhaft zu sein; Elefantenführer behaupten sogar, dass etwas Tränenfluss den Normalzustand darstelle, wogegen Fehlen oder starkes Auftreten von Tränenfluss ein Zeichen sei, dass sich der betreffende Elefant nicht wohl fühle.

TABELLE 7

Befall der Wirte durch lacriphage Schmetterlinge

	Geometridae			Pyralidae			Noctuidae			Notodontidae		
BOVIDAE												
Bubalus bubalis	10	57	A	7	77	A	2	880	A	1	20	A
Bos taurus, Bos indicus	10	81	A	6	67	A	2	920	A	1	3	B
Bos javanicus	3	11	A	3	15	A	1	280	A	—	—	—
Boselaphus tragocamelus	—	—	—	2	5	C	—	—	—	1	6	B
Antilope cervicapra	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	C
Capra hircus siamensis	3	6	E	3	10	D	1	3	D	—	—	—
Ovis aries	2	10	C	1	3	E	?	?	?	—	—	—
CERVIDAE												
Cervus unicolor	13	112	B	10	69	B	2	360	B	1	9	B
Cervus elaphus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	B
Dama dama	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	C
Muntiacus muntjak	2	2	D	1	10	D	0	0	0	—	—	—
Hyelaphus porcinus	1	1	E	2	4	D	—	—	—	1	3	D
SUIDAE												
Sus scrofa domesticus	2	2	D	1	1	E	0	0	0	—	—	—
Sus scrofa jubatus	?	?	?	?	?	?	2	2	E	—	—	—
TAPIRIDAE												
Tapirus indicus	1	1	C	—	—	—	—	—	—	0	0	0
EQUIDAE												
Equus caballus	1	1	E	1	5	D	1	10	C	—	—	—
Equus asinus	?	?	?	—	—	—	—	—	—	1	2	D
ELEPHANTIDAE												
Elephas maximus	11	61	A	6	21	A	?	?	0	—	—	—

In der ersten Kolonne ist die Anzahl der Arten lacriphager Falter, in der zweiten die Zahl der Individuen angegeben. In der dritten Kolonne ist die Stärke des Befalls als Mass für die Bevorzugung gewisser Wirte durch lacriphage Falter dargestellt (Schätzung unter Berücksichtigung der Zahl der untersuchten Wirtstieren und der Beobachtungszeit; A—E = Starker bis schwacher Befall). — = Keine Angaben möglich; ? = Unsicherer Befund.

5.2.3. *Als Wirte verdächtige Tiere und solche mit negativem Befund*

Drei Dromedare, die in einem nur einerseits offenen Stalle auf einer grossen Weide nahe Strassenlaternen (11*b*; 21 Inspektionen) gehalten wurden, sind verschiedene Male durch die oligolacriphage *T. sommeri* aufgesucht und beharrlich umflogen worden; jedoch landete keiner der Falter an einem Auge. Die oligolacriphage *N. obliterata* nahm Hautsekrete und wahrscheinlich durch Speichel aufgeweichtes Blut einer Kruste an einer Wunde am Halse eines Dromedars auf. Obwohl das Dromedar z.Z. als Wirt nur verdächtigt werden kann, besteht ziemliche Wahrscheinlichkeit — speziell wenn die sehr ungünstige Umgebung der drei untersuchten Tiere berücksichtigt wird — dass unter den Huftieren auch die Tylopoden Wirte von lacriphagen Lepidopteren sind. Bei den gleich nebenan in ähnlich ungünstiger Lage gehaltenen Elefanten wurden überhaupt nie Lepidopteren beobachtet, obschon Elefanten sonst stark durch lacriphage und andere zoophile Falter befallen werden.

Eine Herde von Zebras und zwei Giraffen befanden sich in ähnlicher Lage (11*b*; 21 Inspektionen) und wurden ebenfalls nie durch Falter aufgesucht.

Demgegenüber lagen die Gehege von 5 Zwergmoschustieren (*Tragulus javanicus* Osb.) günstig neben dem der Damhirsche (11*b*), wo Tränensauger vorkamen. Während 21 Inspektionen wurden nie zoophile Lepidopteren bei diesen kleinsten aller Huftiere beobachtet.

Eine Reihe weiterer Tiere werden von zoophilen Faltern aufgesucht, aber es wurden keine Falter an den Augen gefunden. Am Fell eines Löwen (*Panthera leo* L.) (1*a*) sogen für 5—10 Minuten die Pyraliden *Parotis marginata* und *Botyodes asialis*. Die an den Käfigstangen abgestrichenen Hautsekrete, Urin und Kot von Löwen, Leoparden, Bären (*Selenarctos thibetanus* G. Cuv.) und Schakalen (alle in 1*a*) wurden durch sehr viele zoophile Lepidopteren aufgesucht, hauptsächlich während der Regenzeit.

Bei folgenden Zootieren (1*a*; 11*b*) wurden keine Falter beobachtet: Orang, Gibbon, Makak, Tiger, Rohrkatze (*Felis chaus* Gueld.), asiatische Goldkatze (*Felis temmincki* Vig. & Hors.), Honigbär (*Helenarctos malayanus* Raffles), Stachelschwein, Mäuse, Känguruh, Emu, Reiher und Python.

5.2.4. *Reaktionen der Wirte*

Ganz allgemein sind grosse Wirte weniger empfindlich als kleine, und grosse Tränensauger lästiger als kleine. Die kleine siamesische Bergziege vertreibt die von Wasserbüffel anscheinend gar nicht wahrgenommene *P. damastesalis*, eine der kleinsten lacriphagen Arten, so heftig mit den Ohren, dass die Art meist gar nicht landen kann; gelingt es ihr doch einmal, so wird sie durch Kopfschütteln bald weggeschleudert. Die beiden eulacriphagen Noctuiden und *T. sommeri* sind auch für grosse Wirte oft lästig bis unerträglich: die ersten wohl wegen ihrer

groben Art, mit dem Rüssel auf Lid und Augapfel umherzureiben, die zweite wegen ihrer ausserordentlichen Grösse und plumpen Weise, die Augen anzufliegen.

Sehr oft realisieren die Wirte nicht richtig, dass Schmetterlinge an ihren Augen saugen, sie scheinen aber ein Unbehagen zu empfinden, welches sich in Nervosität, Reizbarkeit und Ängstlichkeit äussert. Speziell bei Befall durch *L. griseifusa* werden viele Wirte beim Herannahen einer Person unruhig und wenn man zu nahe herantritt, können sie mit Kopf und Beinen zurückschlagen; selbst Angriffe können erfolgen. So war z.B. ein Sambarhirsch (11*b*) normalerweise sehr zutraulich, man konnte sich ihm beliebig nähern und er kam auf uns zu, beleckte die Arme und schnüffelte überall herum. Sobald er aber durch die grossen *T. sommeri* umflogen wurde, fürchtete sich der Sambar so stark vor uns (nicht vor den Faltern), dass wir nicht näher als 4—5 Meter herantreten konnten, ohne dass er in wilder Flucht davon sprang. Wie jedoch schon MARSHALL et al. (1915) und BÜTTIKER (1959) betonten, scheinen die Falter im grossen und ganzen die Wirte nicht übermässig zu stören; diese haben sich an die Plage angepasst oder mindestens gewöhnt.

Der Wirt verteidigt sich gegen anfliegende Falter vor allem durch Schlagen mit den Ohren und dem Schwanz und durch das Wegdrehen des Kopfes. Die Falter lassen sich aber durch diese Abwehrreaktionen nicht sehr einschüchtern, wenn auch wesentlich mehr als beispielsweise Fliegen. Die furchtlose *L. griseifusa* versucht, selbst wenn sie durch eine Bewegung des Ohres des Wirtes getroffen worden ist, gleich erneut an die Augen zu gelangen. Einmal gelandet und am Augenrand angelangt, werden die Falter in dieser Lage von den schlagenden Ohren kaum mehr getroffen. Augenschliessen ist meist ebenfalls erfolglos, da *L. griseifusa*, die weitaus häufigste Art, mit ihrem Rüssel in die Spalte zwischen den beiden Lidern eindringen kann (Abb. 40). Kleine Wirte schleudern oft die Störenfriede durch heftiges Kopfschütteln weg; durch schnelles Senken des Kopfes täuschen die Wirte den Faltern ein Fallen vor, wobei diese nicht selten wegfliegen. Häufig drehen die Wirte den Kopf zur Seite und streichen die Falter am Rumpf ab. Auch Abkratzen mit Hilfe der Hinterklauen kommt vor, sowie Reiben der Augengegend an Gegenständen. Oft legen die Wirte beim Schlafen den Kopf gegen eine Seite des Rumpfes, sodass ein Auge geschützt bleibt.

5.2.5. *Wirtsspezifität und bevorzugte Wirte*

Eine echte Spezifität, bei der ein Tränensauger nur *eine* Wirtart befällt, wurde in keinem Fall festgestellt. Andererseits werden nicht wahllos sämtliche Säugetiere befallen, sondern anscheinend nur Artiodactyla, Perissodactyla, Proboscidea und gelegentlich der Mensch. Wieso die Augen anderer Säugetiere und Wirbeltiere nicht aufgesucht werden, ist völlig unbekannt. Tränensauger verteilen sich nicht gleichförmig auf den in Frage kommenden Wirten, wobei drei Faktoren mitspielen können: 1). individuelle Anlockungsunterschiede (im Kapitel 5.1.5.

behandelt); 2). artspezifische Anlockungsunterschiede mit *uniformer* Wirksamkeit auf alle Tränensaugerarten und 3). solche mit *ungleicher* Wirkung auf verschiedene Tränensaugerarten. Letzteres führt zu einer schwach ausgeprägten Wirtsspezifität. So beobachteten wir an den Augen des Elefanten, der von Geometriden und Pyraliden sehr stark befallen wird, nie eine Noctuide, obschon *L. griseifusa* ihn in seltenen Fällen kurze Zeit umflog. Ähnlich verhält es sich beim Hausschwein und beim Muntjak, bei denen jedoch allgemein wenige Falter an Augen saugen. Schaf, Ziege, Muntjak und Schwein sind nicht nur für Noctuiden, sondern auch für Geometriden und Pyraliden offenbar nicht sehr attraktiv. Ein nicht besonders beliebter Wirt scheint auch der Schweinshirsch zu sein, während Damhirsch, Nilgau, Hirschziegenantilope und Esel eine Mittelstellung einzunehmen scheinen. Elefant, Sambar, Rothirsch, Wasserbüffel, Rind, Banteng und vielleicht das Pferd scheinen sehr beliebt zu sein. Der Banteng — es konnte leider nur ein noch nicht ganz ausgewachsenes Tier untersucht werden — wurde während der ganzen Untersuchungsperiode durch eine bei anderen Tieren nie gesehene grosse Zahl von *L. griseifusa* befallen. Es handelt sich vielleicht für diese Art um den Wirt „par excellence" — ist er doch das typische Wild der lichten Monsunwälder Südostasiens, wo auch *L. griseifusa* am häufigsten ist.

Auf Tabelle 7 ist die Verteilung der Tränensauger auf die Wirte und die Bevorzugung bestimmter Wirte zusammengestellt.

5.3. Der Mensch als Wirt

5.3.1. *Allgemeines*

Büttiker (1964*a*) vermutete als erster, lacriphage Falter könnten auch den Menschen befallen. Um Informationen über Tränensauger am menschlichen Auge zu erhalten, befragten wir möglichst viele sich nachts im Freien aufhaltenden Leute in Waldgebieten. Erstaunlich wenige schienen jedoch je etwas davon gehört zu haben. Die Landbevölkerung zieht sich nachts früh in ihre Pfahlhütten (Abb. 8) zurück, wobei sie vor Faltern ziemlich geschützt bleibt. Speziell in Waldgebieten wagen sich die Bauern im Dunkeln nicht gerne aus ihren Häusern und, da eventuelle Arbeiten nachts im Lichte einer Lampe verrichtet werden, bleiben Tränensauger fern (S. 1416). In ihrem Respekt vor der Natur und etwas fatalistischer Weltanschauung grübeln die thailändischen Bauern nicht über die kausalen Zusammenhänge zwischen den an den Augen schmarotzenden Insekten und den oft auftretenden Augenkrankheiten nach. Diese sind sowieso wie alle Krankheiten von bösen Waldgeistern oder vom *Karma* gewollt. Ferner sind diese Leute an die Insektenplage gewohnt und abgehärtet, sodass sie durch einen Tränensauger befallen werden können, ohne es bewusst wahrzunehmen; andererseits verscheuchen sie die plagenden Insekten, ohne lange über die systematische Stellung des Störenfriedes nachzuforschen. Durch eigene Erfahrungen und Experi-

mente konnte dann endgültig nachgewiesen werden, dass in Thailand lacriphage Schmetterlinge gelegentlich das menschliche Auge befallen (BÄNZIGER, 1966). Später wurden weitere Beobachtungen in Malaya, Südindien, Ceylon gesammelt (BÄNZIGER und BÜTTIKER, 1969).

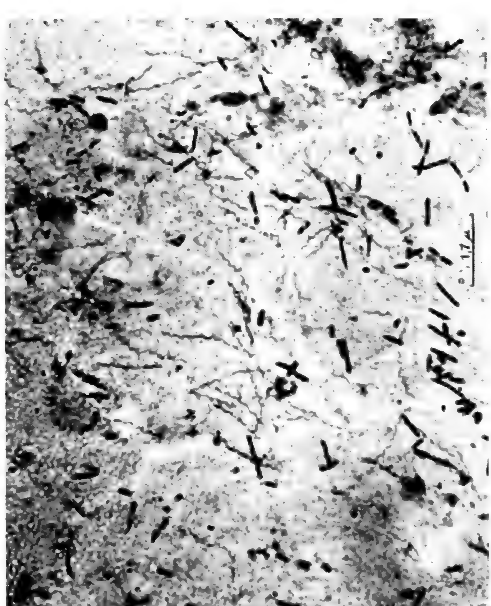


ABB. 44.

Filodes fulvidorsalis am Auge eines Thailänders. Beachte den über körperperlangen Rüssel, dank dem der Falter weit unterhalb des Auges sitzend saugen kann. (Aufnahme im Moskitonetz gemacht.)

ABB. 45.

Darmausstrich von *L. griseifusa* mit Spirochaeten und verschiedenen Bakterien.

5.3.2. *Befall*

Die den Tränensaugern am stärksten ausgesetzten Menschen sind solche, die sich nachts im Freien aufhalten wie Hirten, Holzfäller, Träger und vor allem die Karawanenleute des Nordens. Diese sind viele Tage auf den Pfaden durch den Monsunwald unterwegs, um den Kautee *(miang)* — und oft auch Opium — mit Rinderkarawanen oder manchmal mit Yünnanponies vom Bergland herabzutransportieren. Diese Leute übernachten meist unter freiem Himmel oder in einer *sala* (einfacher Unterschlupf aus Holzboden und Blätterdach, ohne Wände) und sind also allen möglichen Insekten ausgesetzt. Nur in der kühlen Jahreszeit, wenn die Nächte nicht mehr so schwül und heiss sind und eine Decke ertragen

werden kann, umhüllen sich diese Leute von Kopf bis Fuss mit einem Tuch und bleiben dabei vor Insekten einigermassen geschützt. Auch Bauern, die Felder in grosser Entfernung haben und deshalb während deren Bestellzeit in einer *sala* übernachten, sowie die Feldwächter, sind den Tränensaugern besonders ausgesetzt.

Verglichen mit tierischen Wirten sind Befall und Verhalten der Tränensauger beim Menschen unregelmässig. Einmal haben die Falter Mühe, das Auge zu erreichen, ein anderes Mal finden sie es direkt, zielsicher; zu gewissen Zeiten sind Landeversuche häufig, dann fehlen sie für Monate; die Saugdauer ist einmal kurz, einmal lang. Es ist wiederholt vorgekommen, dass Falter beim Aufsuchen der Augen von Tieren sich plötzlich von diesen abwandten und uns anflogen — schlussendlich auf uns landend oder zum Tier zurückkehrend. Sowohl im Freien als auch im Experiment konnte kein Unterschied in der Befallshäufigkeit zwischen den Einheimischen und mir festgestellt werden. Individuell treten aber erhebliche Abweichungen auf, wie das übrigens auch bei Tieren der Fall ist.

Um die auf die Tränensauger wirkenden Anziehungsfaktoren zu prüfen und gegebenenfalls meinen Anziehungsgrad zu steigern, probierte ich mehrmals für längere Perioden immer mit denselben, ungewaschenen und demzufolge stark riechenden Kleidern auf die Nachtjagden zu gehen. Die Resultate waren aber nicht befriedigend, obwohl hautsekretsaugende Falter vermehrt um mich herumflogen und auf mir zu landen versuchten. Versuchsweise probierte ich, mir das Gesicht mit Tränen vom Banteng einzuschmieren. Einige Male schien *L. griseifusa* darauf positiv zu reagieren.

Die Angriffe auf unsere Augen erfolgten fast immer nur während der Feldarbeiten, d.h. in nicht sehr grosser Entfernung (1 bis 10 Meter) von den Wirten, die wir untersuchten. Dies scheint zu bedeuten, dass der Mensch — verglichen mit einem Wasserbüffel — als Wirt nicht sehr beliebt ist oder mindestens nur schwach anlockend wirkt. Die Ursache liegt vielleicht sowohl in der sehr entfernten Verwandtschaft des Menschen mit den Huftieren, als auch in der Kleinheit seiner Körpermasse und Augen.

Auf Tabelle 8 sind sämtliche Fälle von Faltern angegeben, die entweder eine Zeitlang uns umkreisten, ohne zu landen, oder Hautsekrete an Körper, Kleidern, Haaren aufnahmen, oder Tränenflüssigkeit saugten. Im Verhältnis zu ihrem Auftreten an Tieraugen kommt *L. griseifusa* am menschlichen Auge wesentlich spärlicher vor als die anderen Tränensauger, während *H. pyrrhularia*, *P. aureolalis* und *F. fulvidorsalis* (Abb. 44) am häufigsten sind.

5.3.3. *Experimente unter dem Moskitonetz*

Um vermehrte Information über den Saugakt und seine Folgen zu erhalten, wurden Versuche im Zimmer bei schwachem diffusem Licht unter dem Moskitonetz durchgeführt. Dazu wurden im Moskitonetz eine unterschiedliche Anzahl

TABELLE 8

Lacriphage und hautsekretsaugende Falter am Menschen (Freilandbeobachtungen)

	Längeres Umfliegen	Saugen an Körperstellen	Saugen an Augen
Lacriphage Arten			
Hypochrosis hyadaria	2	einige	1
Hypochrosis flavifusata	2	einige	2
Hypochrosis iris	2	einige	0
Hypochrosis pyrrhularia	4	einige	2
Hypochrosis sp. 2	2	1	0
Scopula attentata	mehrere	mehrere	0
Filodes fulvidorsalis	14	1	7
Pionea aureolalis	15	mehrere	4
Pionea damastesalis	8	mehrere	2
Hyalobathra rubralis	1	1	0
Lobocraspis griseifusa	6	0	3
Arcyophora sylvatica	1	0	0
Tarsolepis sommeri	1	0	0
Meroctena tullalis	1	1	0
Hautsekretsaugende Arten			
Pagyda sp. 2	6	3	0
Phlyctaenia costiflexalis	1	1	0
Pilocrocis milvinalis	7	4	0
Hypocala subsatura	1	1	0
Unbekannte Falter in (3)	viele	viele	0

von Tränensaugern (meist mehrere *L. griseifusa*, *F. fulvidorsalis*, einige *Hypochrosis-* und *Pionea*-Arten) für mehrere Tage ohne Nahrung gehalten. Oft schlief ich in diesem Moskitonetz und wartete den Anflug ab, andere Male begaben wir uns für kürzere Versuche unter das Netz, wobei dann die Falter meist durch Anhauchen geweckt und wenn nötig durch Berühren mit feuchten Fingern animiert wurden.

Aus den Experimenten (und den im Freien gemachten Erfahrungen) geht hervor, dass beim Saugakt an offenen Augen vor allem das Auge, weniger die Lider, in Mitleidenschaft gezogen werden, denn die verspürten Schmerzen traten fast nur an der Kornea auf. Sie waren leicht bis unangenehm und ähnlich den Schmerzen, die durch ein durch die Lider auf dem Augapfel umherbewegtes Sandkörnchen verursacht werden. Bei *L. griseifusa* waren sie etwas heftiger als bei den anderen Arten, die an unseren Augen saugten (nämlich *F. fulvidorsalis*, *H. hyadaria*, *H. flavifusata*, *H. iris*, *P. damastesalis*, *P. aureolalis*).

Es konnte auch bestätigt werden, dass *L. griseifusa* an geschlossenen Augen saugen kann. Ferner hat sich herausgestellt, dass unter diesen Bedingungen die Schmerzen vornehmlich an den Lidern auftreten, und zwar besonders heftig. Es sei hier ein typischer Fall geschildert: Frühmorgens im Schlafe von einem angreifenden Exemplar geweckt, liess ich den Falter zunächst ungestört an meinem

Auge Tränenflüssigkeit aufnehmen. Dann schloss ich das Auge, worauf der Falter ungehindert weiter saugte. Ich empfand an den Lidern immer heftigere Schmerzen, die jene am Augapfel verspürten bei weitem übertrafen. Ich drückte dann die beiden Lider so stark gegeneinander, wie es meine Kräfte erlaubten: der Falter fuhr mit Saugen fort und die Schmerzen an den Lidern blieben. Öffnete ich das Auge, so waren die Schmerzen in üblicher Weise nur am Augapfel wahrzunehmen, schloss ich es, so begannen sie wieder an den Lidern. Die Schmerzen waren zunächst schwach, aber indem sie wellenartig an- und abschwollen, wurden sie immer intensiver. Das Experiment musste nach 30 Minuten wegen der Schmerzen abgebrochen werden. Die Lider waren zwar gerötet, aber es konnte keine Haemorrhagie festgestellt werden, die auf Verletzung von Kapillaren durch den Rüssel hätte schliessen lassen.

Sämtliche Besuche von lacriphagen Faltern an unseren Augen brachten keine Komplikationen mit sich. Die Augen brannten machmal während ein paar Stunden nach dem Saugakt und starkes Licht wurde als unangenehm empfunden. In einem Falle bildete sich ein Chalazion an meinem rechten oberen Augenlid (ein Chalazion ist eine eitrige Geschwulst, die wegen einer chronischen Verstopfung der Ausführgänge der Meibomschen Talgdrüsen durch eine Lidepithelentzündung verursacht wird). Es kann jedoch nicht entschieden werden, ob das Chalazion auf die Einwirkung des Rüssels oder anderer Fremdstoffe, wie z.B. Staub, zurückzuführen ist.

Im Moskitonetz wurde auch die Neigung der lacriphagen Lepidopteren geprüft, Hautsekrete und Blut aufzunehmen. Während Blut durch eine eigens für den Versuch zugefügte Wunde an meinem Arm oder meiner Hand erzeugt werden musste, war Schweiss wegen des feucht-heissen Klimas immer auf unserer Haut vorhanden. Die eulacriphagen *L. griseifusa* und *A. sylvatica* nahmen weder spontan noch nach Animierung Schweiss oder Blut an mir auf. Nur extrem hungernde Exemplare verschmähten diese Flüssigkeiten nicht — wahrscheinlich mussten die Falter ihr Feuchtigkeitsbedürfnis ungeachtet der Flüssigkeitszusammensetzung stillen. Die hemilacriphagen *H. hyadaria*, *H. flavifusata*, *H. iris* sogen neben Tränen und Hautsekreten besonders gierig Blut auf. *P. aureolalis* und *P. damastesalis* nahmen Tränen, Hautsekrete und Blut auf, während *F. fulvidorsalis* praktisch nur Tränen saugte.

6. MORPHOLOGISCH-ANATOMISCHER TEIL

Die besondere Lebensweise der lacriphagen Lepidopteren wirft die Frage auf, ob und inwieweit diese Falter morphologisch und anatomisch dazu angepasst sind, wobei in erster Linie der Saugapparat und das Verdauungssystem in Frage kommen.

6.1. Muskulatur der inneren Mundteile

Während nach Schmitt (1938) die höheren Lepidopteren normalerweise 3 Muskeln am Stipes aufzuweisen scheinen (oder weniger bei Arten mit zurückgebildeten Mundteilen), verfügen die früchtestechenden *Calpe thalictri* und *Scolyopteryx libatrix* L. über 4 Muskeln: Zwei bringen die für das Stechen unentbehrlichen Galeaverschiebungen zustande (Bänziger, 1970) und zwei betätigen eine Pumpe, die durch Erhöhung des Blutdrucks im Rüssel dessen Streckung bewirkt (Snodgrass, 1935; Schmitt, 1938). Die Rüsselstreckung ist

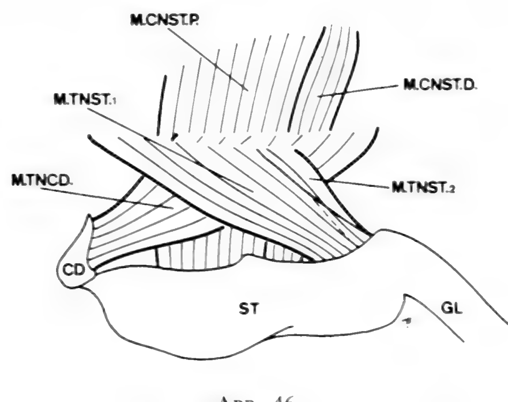


Abb. 46.

Linke Maxille von innen. CD = Cardo; ST = Stipes; GL = Galea; M. CNST. P. = *musculus craniostipitalis proximalis*; M. CNST. D. = *musculus craniostipitalis distalis*; M. TNCD. = *musculus tentoriocardinalis*; M. TNST. = *musculus tentoriostipitalis*, 1 interner und 2 externer Zweig.

nicht die Folge einer Querbiegung des Rüssels, welche durch die in der Galea vorhandenen schiefen Muskeln verursacht werden soll (Eastham und Eassa, 1955), denn diese rollen den Rüssel ein (Bänziger, 1971*b*).

Bei *L. griseifusa* wurden ebenfalls 4 Muskeln gefunden, wovon einer weit proximal gerückt ist und dem Cardo entspringt, der bei höheren Lepidopteren sonst keine Muskeln aufweist. Bei der lacriphagen Art lassen sich die Muskeln nicht ohne weiteres mit jenen der von Schmitt (1938) untersuchten Lepidopteren homologisieren, aber auch nicht mit jenen der stechenden Formen. Überhaupt scheint hier eine grosse Vielfalt zu herrschen und es ist zu erwarten, dass genauere Untersuchungen die Angaben von Schmitt (1938) etwas modifizieren werden.

Verlauf der Muskeln (Abb. 46): *musculus craniostipitalis proximalis (m. cnst. p.)* setzt in der Mitte des Stipes und am inneren Augenschild an, der das Tapetum gegen innen abgrenzt; der *musculus craniostipitalis distalis (m. cnst. d.)*, der vom obengenannten schwer zu trennen ist, entspringt dem Stipes und dem Cranium; der *musculus tentoriocardinalis (m. tncd.)* verläuft zwischen Cardo und

distalem Tentorium; der *musculus tentoriostipitalis (m. tnst.)*, der vielleicht aus einem grösseren internen und einem sehr kleinen externen Muskel besteht, ist distal am Stipes und proximal am Tentorium befestigt.

Ausser bei den stechenden Lepidopteren wurden antiparallele Galeaverschiebungen auch bei *Abraxas sylvata* Sc. (Geometridae), *Scotia ypsilon* Rott. (Noctuidae) und *Deilephila elpenor* L. (Sphingidae) festgestellt (Bänziger, unveröff.); bei diesen handelt es sich aber immer nur um einzelne Verschiebungen nach langen Zeitabschnitten, nicht um lange andauernde, hochfrequentige Bewegungen wie bei den stechenden Faltern. Es wäre von besonderem Interesse festzustellen, ob ein solcher Mechanismus beim Saugakt von *L. griseifusa* an geschlossenen Augen wirksam ist. Beim Rüssel, der zwischen die aneinanderliegenden Lider vordringen muss, könnte alternierend die eine Galea vorgeschoben und die andere am Ort belassen oder etwas zurückgezogen werden, damit sie der ersten als Führung dienen kann. Die auf dem Rüssel vorhandenen, passiv bewegbaren verlängerten Sensillen könnten durch ihr Hin- und Herschwenken das Gleiten der Galea erleichtern. Die von uns an den Lidern verspürten Schmerzen beim Saugakt von *L. griseifusa* an geschlossenen Augen können eigentlich nur durch das Zusammenspiel der antiparallelen Galeaverschiebungen mit der Ausrüstung des Rüssels erklärt werden. Entsprechend ihrer Lage und Ansatzpunkte könnte der *m. tnst.* als Retraktor und der *m. tncd.* als Protraktor wirksam sein.

6.2. Rüssel

Entsprechend den heutigen Kenntnissen über morphologische und funktionelle Anpassungen der Schmetterlingsrüssel können drei Rüsseltypen unterschieden werden: *a)* solche, die Säugetierhaut oder Fruchtschalen anstechen und in das Gewebe eindringen können (Abb. 50, 55); *b)* solche, die das Fruchtfleisch oder andere Gewebe nur belecken (Abb. 51, 56); *c)* solche, die zum Saugen von Blütennektar adaptiert sind (Abb. 52, 57). Zu welcher dieser Gruppen müssen die Rüssel der lacriphagen Lepidopteren gestellt werden — oder stellen sie einen neuen Typ dar? Wichtig ist jedenfalls die Frage, ob wir Stechrüssel vor uns haben oder nicht.

Abbildungen 47—52 und die Angaben der Tabelle 9 geben ein Bild der Stärke einiger Rüssel. Wie schon früher erwähnt (Bänziger, 1970), ist der Stechrüssel von *C. thalictri* und *C. eustrigata* relativ dick und weist fast bis zur Spitze einen konstanten Durchmesser auf. Die Grösse der Kutikularringe ist besonders gegen die Rüsselspitze auffallend. Nicht-stechende Rüssel sind lang und dünn und verjüngen sich konstant in Richtung Spitze. Die stechenden Rüssel sind somit ganz wesentlich stärker gebaut als die der erwähnten lacriphagen, früchteleckenden und nektarsaugenden Arten. Da zudem die letzten 5—15% der Rüssellänge bis zur Spitze bei *L. griseifusa*, *Mythimna unipuncta* und *H. flavifusata* keine Exo-

kutikularringe mehr aufweisen (Abb. 54, 56, 53), ist bei ihnen das Rüsselende membranös und somit besonders weich. Das Rüsselende von *F. fulvidorsalis* und *Chrysodeixis chalcytes* ist etwa gleich sklerotisiert wie die mehr proximalen

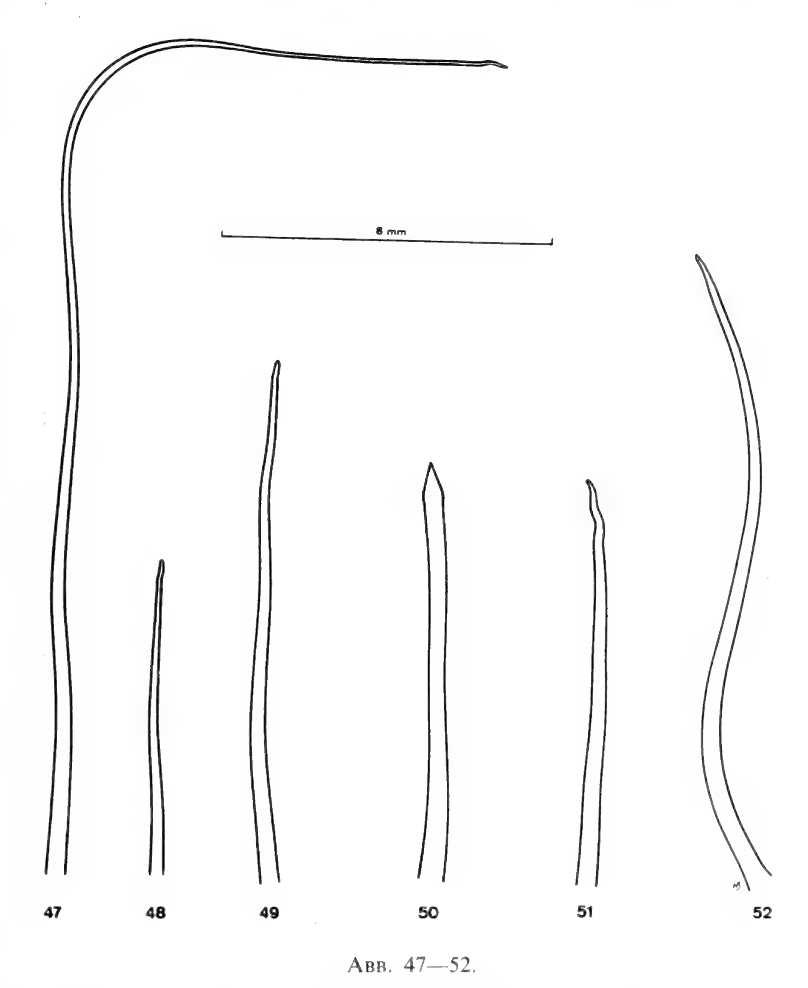


ABB. 47—52.

Form und Grösse einiger Rüssel. — 47: *F. fulvidorsalis* (hemilacriphag). — 48: *H. flavifusata* (hemilacriphag). — 49: *L. griseifusa* (eulacriphag). — 50: *Calpe eustrigata* (stechend-blutsaugend). — 51: *Mythimna unipuncta* (früchteleckend). — 52: *Chrysodeixis chalcites* (nektarsaugend).

Teile, während es bei *C. eustrigata* aus einem einzigen, völlig steifen und scharf zugespitzten Block aus sklerotisiertem Material besteht (Abb. 55). Es ist demzufolge nicht weiter erstaunlich, dass die vielen früchteleckenden Noctuiden mit ihren so wesentlich schwächeren Rüsseln nicht stechen können: ihr Rüssel könnte dem Druck vom Kopf nicht standhalten und würde sich einfach umbiegen. Dasselbe gilt für lacriphage Rüssel.

TABELLE 9

Grössen und Wanddicken einiger Rüssel

	Länge	Durchmesser		Kutikularringe				Zahl der Kutikularringe pro Längeneinheit		Bemerkungen
		Mitte	½ mm vor Spitze	Mitte Breite	Mitte Höhe	Vorne Breite	Vorne Höhe	Mitte	Vorne	
	mm	mm	mm	μ		μ				
Lacriphag										
Filodes fulvidorsalis	27,5	0,28	0,08	8	6	5,1	4,6	11	14,5	Kut. ringe bis zur Spitze
Hypochrosis flavifusata	7,7	0,28	0,11	3,5	5,5	2,3	3,4	14	16	Kut. ringe nur bis 13% der Rüs. länge vor Spitze
Lobocraspis griseifusa	13,4	0,28	0,17	6,5	5,7	2,3	3,5	9	13	Kut. ringe nur bis 6% der Rüs. länge vor Spitze
Stechend										
Calpe eustrigata	10,3	0,3	0,4	9,1	9,1	11,4	8	8	7,5	Kut. ringe vorne z.T. unregelmässig
Früchteleckend										
Mythimna unipuncta	9,5	0,4	0,17	4,6	5,7	2,9	3	19	22	Kut. ringe bis 15% der Rüs. länge vor Spitze
Nektarsaugend										
Chrysodeixis chalcytes	14,5	0,22	0,11	12,5	8	4,6	3,4	6,5	14	Kut. ringe bis zur Spitze

	Rüsselende	Aufreisshaken	Aktiv aufrichtbare Zähnchen	Passiv bewegliche verlängerte Sensillen	Dornfortsätze entlang der Rüsselöffnung
Lacriphag					
Filodes fulvidorsalis	dünn; Kutikularringe vorhanden	fehlen	fehlen	winzig (18 μ); 5/Galea	dicht aneinander liegend
Hypochrosis flavifusata	membranös	fehlen	fehlen	klein (30 μ) mit tief eingebuchteten Kanten; Oberrand in Spitzen auslaufend, passiv beweglich; 40/Galea	klein, vorwärts gerichtet, mit Fortsätzen
Lobocraspis griseifusa *Arcyophora sylvatica*	membranös	fehlen	fehlen	75 μ lang, zäpfchen-flaschenförmig mit rundlichem Mantel; passiv beweglich; 40/Galea	sehr lang, in einem Bogen diagonal vorwärts gerichtet, in grossen Abständen angeordnet; Spitzen *verdeckt*.
Stechend *Calpe eustrigata*	lanzenspitzförmig, völlig sklerotisiert und steif; mit Aufreisshaken	basalwärts gebogene Widerhaken, fast völlig festsitzend; > 10/Galea	sehr gross (225 μ lang), dolchförmig, abgeflacht, oft mit Fortsätzen; durch Blutdruck aktiv aufrichtbar; > 100/Galea	fehlen	sehr lang; diagonal *rückwärts* gerichtet; Spitzen *frei*
Früchteleckend *Mythimna unipuncta*	membranös	fehlen	fehlen	70 μ lang, mit eingebuchteten, gekerbten Kanten; passiv beweglich; > 100/Galea	klein, vorwärts gerichtet
Nektarsaugend *Chrysodeixis chalcytes*	fein, Kutikularringe vorhanden	fehlen	fehlen	länglich, 30 μ lang; 15/Galea	dicht aneinander liegend

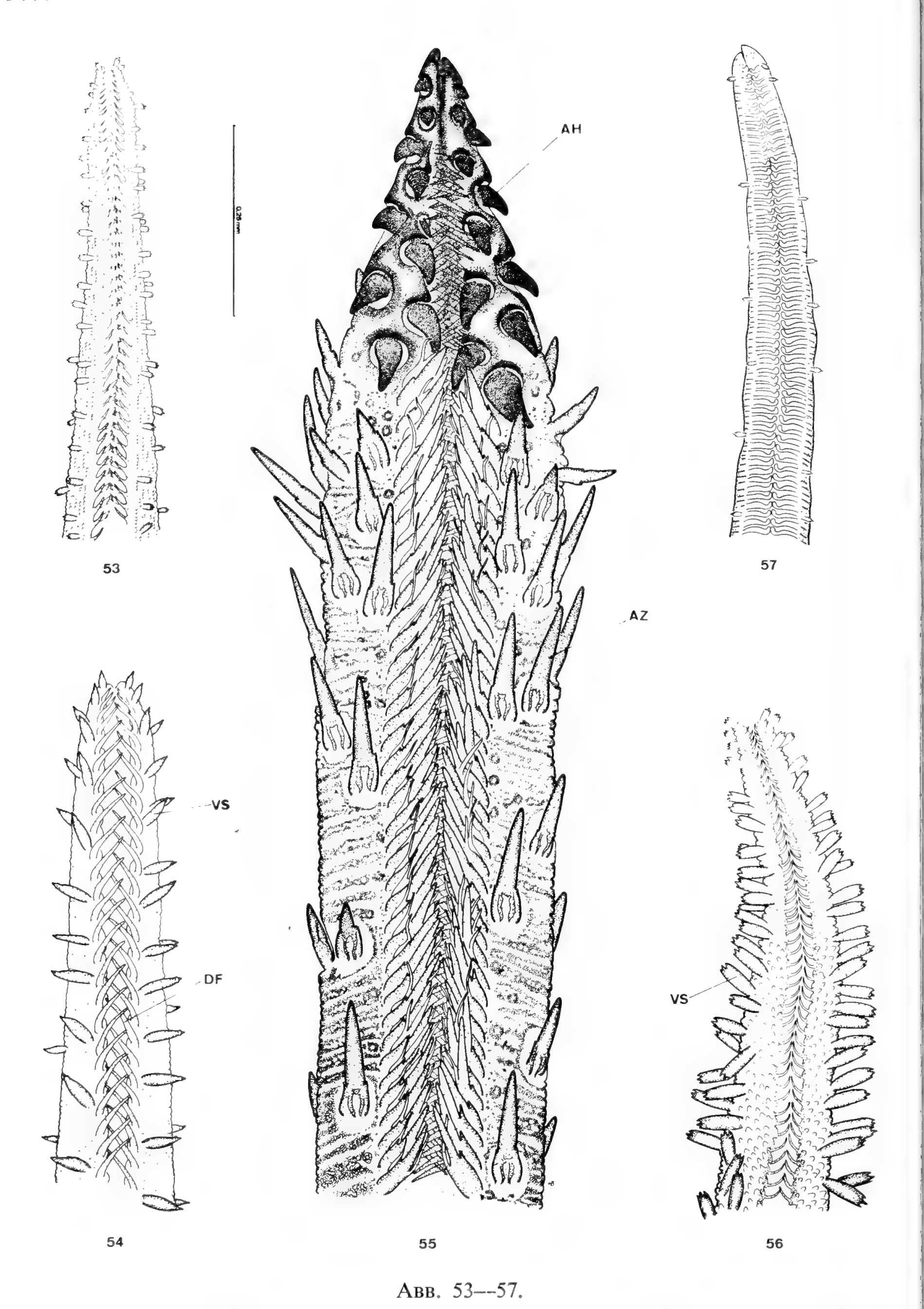


ABB. 53—57.

Distaler Teil einiger Rüssel bei gleicher Vergrösserung. — 53: *H. flavifusata* (hemilacriphag). — 54: *L. griseifusa* (eulacriphag). — 55: *C. eustrigata* (stechend-blutsaugend). — 56: *M. unipuncta* (früchteleckend). — 57: *Chr. chalcites* (nektarsaugend). AH = Aufreisshaken; AZ = Aufrichtbare Zähnchen; DF = Dornfortsätze; VS = Verlängerte Sensillen.

Die Ausrüstung des Rüssels kann bestehen aus: *a*) zurückgebogenen Aufreisshaken (Abb. 67, 68); *b*) durch Blutdruck aufrichtbaren Zähnchen (Abb. 61); *c*) passiv beweglichen verlängerten Sensillen (Abb. 59, 60, 62); *d*) festsitzenden Dornfortsätzen der Rüsselöffnung (Abb. 64, 65); *e*) verschiedenen Typen kleiner Sensillen und Dornen (Abb. 58, 63, 66, 69, 70). Wie aus Abbildungen 53, 54, 56 und 57 und Tabelle 10 entnommen werden kann, fehlen den lacriphagen (sowie den früchteleckenden und nektarsaugenden) Faltern die Strukturen *a*) und *b*), welche dem Durchbohren der Fruchtschale, bzw. dem tieferen Eindringen in das Gewebe beim Stechakt von *C. thalictri* dienen (BÄNZIGER, 1970).

Anstatt den Strukturen *b*) weist *L. griseifusa* halb so grosse, passiv bewegliche, mit rundlichem Mantel versehene und einen Stift tragende sensible Strukturen auf (Abb. 60) (bei *M. unipuncta* Mantel mit gekerbten, stark eingebuchteten Kanten (Abb. 62)). Diese Strukturen sind für das Stechen ungeeignet. Bei *H. flavifusata* sind sie noch kleiner, immerhin ist der Mantel gekantet (Abb. 59); noch unscheinbarer sind sie bei *F. fulvidorsalis* und *Ch. chalcytes* ausgebildet (Abb. 58, 63).

Die Dornfortsätze dienen wahrscheinlich einerseits dem Zusammenhalten der beiden Galeae, die wegen der langen schlitzförmigen Rüsselöffnung auseinander klaffen könnten, wenn die zwei einander diagonal zugerichteten Reihen der Dornfortsätze nicht locker verzahnt wären; andererseits könnten sie das Schliessen des Schlitzes durch einen äusseren Druck verhindern. Beim Stechrüssel von *C. thalictri* sind sie als „Raspel-Dorne" (Abb. 64) bezeichnet worden (BÄNZIGER, 1970), weil sie, da diagonal rückwärts und leicht vom Rüssel weggerichtet, beim Herausziehen des Rüssels aus der Frucht (ein wesentlicher und andauernd wiederholter Vorgang beim Stechakt) das Gewebe vermutlich zerreissen und den Saft frei setzen. Bei *L. griseifusa* sind die Dornfortsätze diagonal *vorwärts*, an der Basis nach aussen, dann in einem weiten Bogen so nach *innen* gerichtet, dass ihre Spitze unterhalb eines Fortsatzes der gegenüberliegenden Seite zu liegen kommt (Abb. 54, 65). Daraus folgt, dass die Spitzen der Dornfortsätze dieses Rüssels die beleckte Unterlage gar nicht berühren; nur der mittlere, gebogene Teil berührt sie tangential. Die Dornfortsätze können also kaum als sägeartige Strukturen arbeiten, wie vermutet worden ist (BÜTTIKER, 1962*b*). Ausserdem wäre eine sägeartige Arbeitsweise gegeben, dann wäre ein Stechakt deswegen schwer verständlich, weil die Fortsätze diagonal nach *vorne* gerichtet sind, sodass der ohnehin schon schwache Rüssel beim Eindringen sofort blockiert oder umgebogen würde.

In diesem Zusammenhang sind Bau und Funktion des Rüssels einiger blutsaugenden Fliegen von Interesse. Um zum Blut zu gelangen, kann *Musca conducens* WLK. Krusten von Wunden abraspeln (PATTON, 1933) und *M. crassirostris* STN. sogar unversehrte Haut aufreissen (CRAGG, 1912). Sie verfügen nicht über einen eigentlichen Stechapparat, dagegen sind auf den prästomalen Skleriten

jedes Labellums mindestens 5 Zähnchen festgemacht — in der Grösse mit den aktiv schwenkbaren Zähnchen von *C. thalictri* vergleichbar, aber stärker sklero-

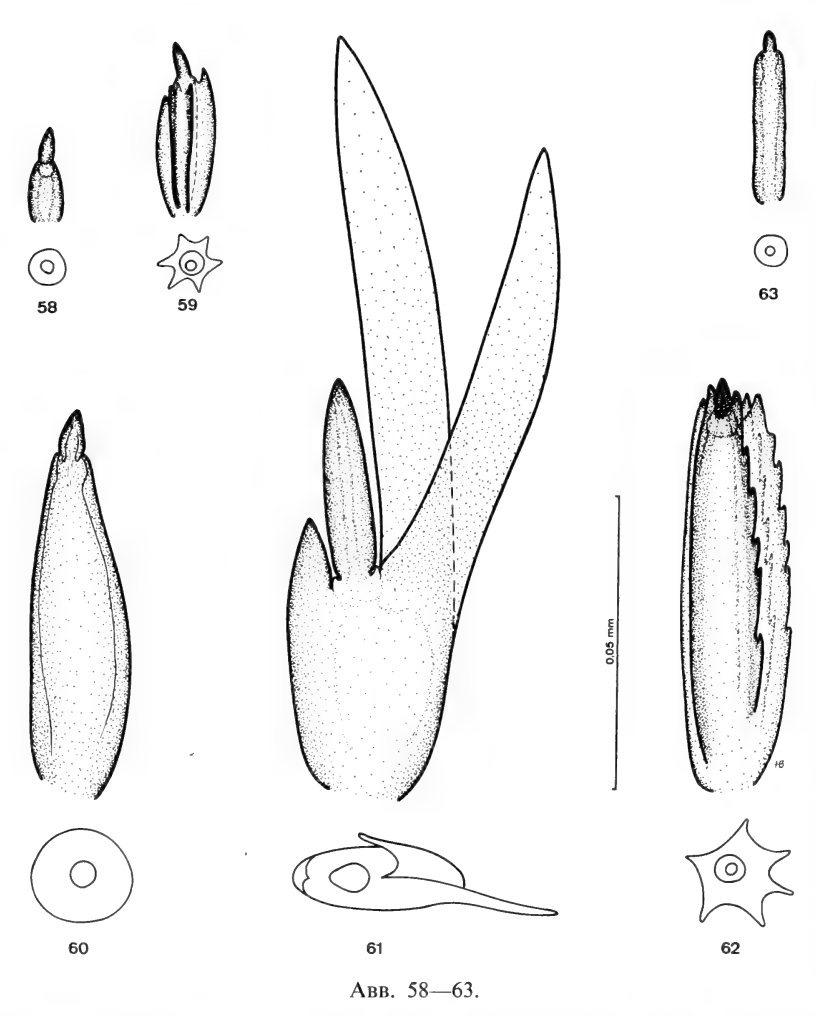


ABB. 58—63.

Sensillen vom Rüsselende. — 58: *F. fulvidorsalis* (hemilacriphag) und 63: *Chr. chalcites* (nektarsaugend): gewöhnliche Sensillen. — 60: *L. griseifusa* (eulacriphag): verlängertes Sensillum. — 59: *H. flavifusata* (hemilacriphag) und 62: *M. unipuncta* (früchteleckend): verlängerte Sensillen mit Kanten und/ohne Kerben. — 61: *Scolyopteryx libatrix* (früchtestechend): Sensillum in Form eines aufrichtbaren Zähnchens mit dolchartigen Fortsätzen.

tisiert — welche durch die Bewegung des Labellums wie Maulwurfklauen arbeiten und so Krusten von Wunden oder die Haut aufreissen. Bei lacriphagen Faltern sind weder Strukturen vorhanden, die mit den prästomalen Zähnchen vergleichbar wären, noch scheint ein Aufreissmechanismus, wie beschrieben, funktionell möglich.

Auffallend an den Dornfortsätzen von *L. griseifusa* ist ihre Länge: sie sind mehr als doppelt so lang wie jene der früchteleckenden *M. unipuncta*. Dies erlaubt eine viel breitere Rüsselöffnung. Die Zwischenräume zwischen den einzelnen Fortsätzen sind ebenfalls weiter. Es ist durchaus denkbar, dass durch diese Anordnung eine besonders schnelle bzw. reibungslose Aufnahme der Tränenflüssigkeit samt Leukozyten, Epithelzellen, eventuell Eiterklumpen, ermöglicht wird. (In Abb. 53, 56 sind die Reihen der Dornfortsätze der Rüssel von *H. flavi-*

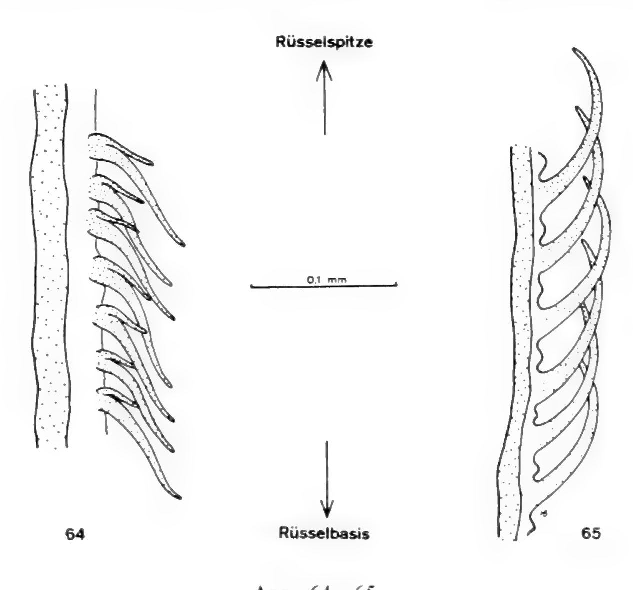


Abb. 64—65.

Dornfortsätze entlang der Schlitzöffnung des Rüssels in Lateralansicht. — 64: *C. thalictri* (basal gerichtet). — 65: *L. griseifusa* (distal gerichtet).

fusata und *M. unipuncta* wegen der Präparation nicht in natürlicher Lage. Bei *L. griseifusa* mag der distale Teil der Galeae ebenfalls etwas zu stark auseinander gerückt sein).

Neben sensiblen Borsten oder Haaren (Abb. 69, 70) sehr variabler Grösse, auf welche hier nicht näher eingegangen werden soll, ist noch eine weitere, unseres Wissens bei Schmetterlingsrüsseln noch nicht beschriebene Struktur vorhanden, die gerade bei lacriphagen Faltern von Bedeutung sein könnte. Es handelt sich um winzige, bei *Lob. griseifusa* 7—9 μ lange, abgeflachte (1 μ dicke), äusserst spitzige, dreieckförmige Dornen, die in Serien von 10—40 senkrecht auf der ganzen Länge der Kutikularringe fest sitzen (Abb. 66). Sie sind bei dieser Art nur in den basalen $^4/_5$ des Rüssels vorhanden; ihre Zahl dürfte über 30 000 betragen. Bei *C. eustrigata* und *Ch. chalcytes* sind sie borstenförmig und nur in der Basalregion vertreten; bei *F. fulvidorsalis* sind sie fein, reichen jedoch fast bis

zur Rüsselspitze; bei *H. flavifusata* und *M. unipuncta* sind sie ähnlich, aber kleiner als jene von *L. griseifusa*, bei der erstgenannten dringen sie jedoch weiter in Richtung zur Spitze vor als bei der letzteren.

Die Funktion dieser im folgenden als Sperrdornen bezeichneten Strukturen scheint uns im Halten der Windungen des Rüssels in Ruhestellung zu liegen - ein

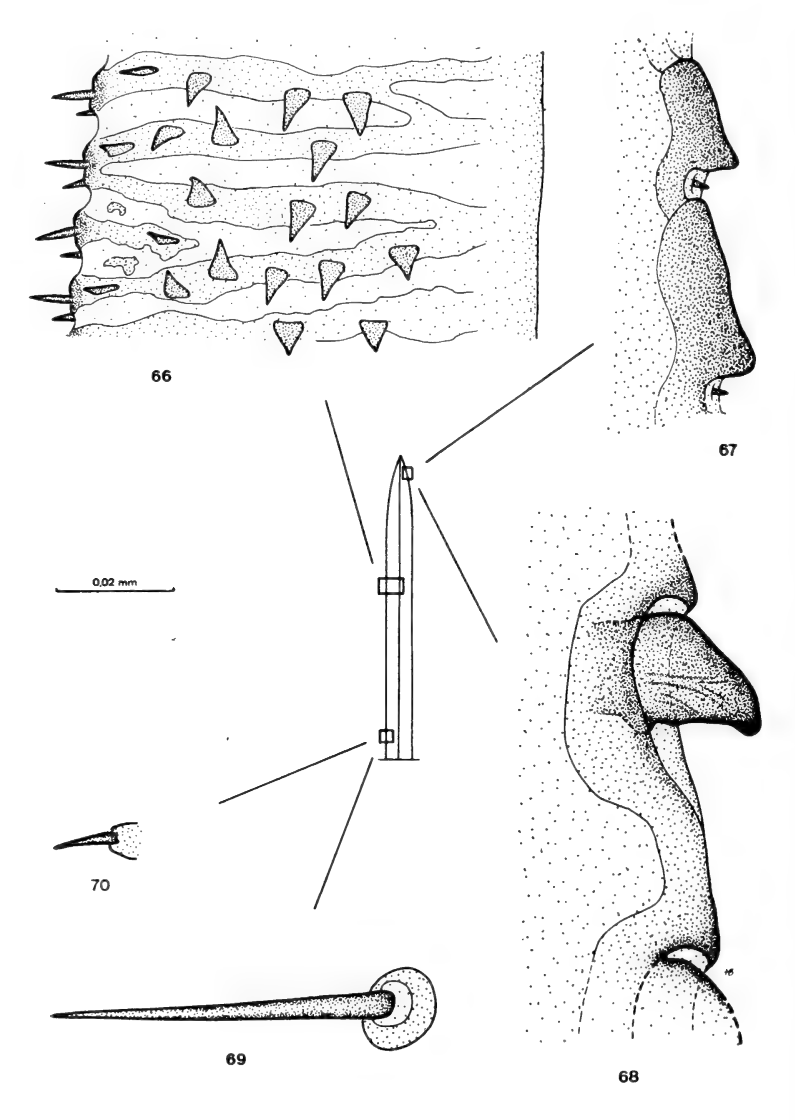


ABB. 66—70.

Weitere Strukturen des Rüssels. — 66: Sperrdornen und 69: Haar aus der Basalregion von *L. griseifusa*. — 67: Aufreisshaken und 70: kleines Haar von *S. libatrix*. — 68: Aufreisshaken von *C. thalictri*.

Problem, das bis anhin nicht befriedigend gelöst war. Denn da der Rüssel durch Eigenelastizität nur eine weite Spirale mit wenigen Windungen bildet und Muskelkraft notwendig ist, um ihn *ganz* einzurollen, ist zu erwarten, dass ein besonderer Mechanismus die engen Windungen vor dem Aufspringen sichert, sobald nach erreichter Ruhelage die Einrollmuskeln erschlaffen. Indem die Sperrdornen der anliegenden Windungen aufeinander stossen, verhindern sie das Aufdrehen der Windungen, wobei ihnen die ungeheure Zahl, die proximal-distal abgeflachte breite Form, die senkrechte Stellung und die Anordnung in parallelen Reihen grosse Wirksamkeit verleihen. Bei Arten, bei denen die Sperrdornen schlanker sind, stossen sie möglicherweise gegen die Erhebungen der Ringe oder andere Unebenheiten. Die Tatsache, dass die Falter beim Einrollen des Rüssels die Windungen wiederholt anziehen, etwas lösen, seitlich verschieben und erneut anziehen, dürfte wohl der festeren Verankerung der Sperrdornen dienen, die fast wie Zahnräder ineinander greifen. Palpen und Oberflächenspannung von Drüsenausscheidungen mögen das Halten der Windungen noch unterstützen.

Im Zusammenhang mit der möglichen Funktion der Sperrdornen sind einige Beobachtungen an Dipteren von Interesse, die gerne Augen aufsuchen. *Siphunculina funicola* DE MEIJ. und *Hippelates pusio* LW. (Chloropidae) können mittels ihrer 25 μ langen „Zähnchen" feinen Epithelien anscheinend mikroskopisch kleine Ritzen zufügen, aber sie vermögen nicht selber Blut aus dem Gewebe mechanisch zu erschliessen (siehe auch S. 1457). Dies dürfte somit auch nicht von den dreimal kleineren Sperrdornen bei *L. griseifusa* erwartet werden. Sie mögen aber sehr wohl zusammen mit den verlängerten Sensillen für jene Schmerzen verantwortlich sein, die beim Saugakt dieses Falters am *geschlossenen* Auge entstehen.

Rüssel und Ausrüstung von *L. griseifusa* (sowie anscheinend jene der dieser Art entsprechenden *A. sylvatica*) und von *H. flavifusata* (sowie wahrscheinlich jene der anderen Arten der Gattung *Hypochrosis*) kommen dem früchtestechenden Typ am nächsten. Der Rüssel von *F. fulvidorsalis*, lang und dünn, mit wenigen winzigen Sinneszellen und Kutikularringen bis zur Spitze, zählt zum nektarsaugenden Typ, wie jener von *Ch. chalcytes*.

6.3. KROPF UND MITTELDARM

DAUBERSCHMIDT (1933), der den Verdauungsapparat von über 70 Lepidopteren aus 15 Familien vergleichend-morphologisch untersucht hat, fand ein Längenverhältnis Kropf: Mitteldarm von 1 : 1 bei Noctuiden und 1 : 0,7 bei Geometriden (Mittelwerte mit Schwankungen um 20%). Während wir bei *H. flavifusata*, *H. hyadaria*, *H. iris*, *P. damastesalis*, *P. aureolalis*, *F. fulvidorsalis* und einigen (nicht näher bestimmten) Begleitarten ein den Angaben von DAUBERSCHMIDT entsprechendes Längenverhältnis Kropf: Mitteldarm gefunden haben, ist der Kropf von *L. griseifusa* und *A. sylvatica* sehr klein. Ungefähr 100 Sektionen,

die an Exemplaren vorgenommen wurden, die nur wenige Sekunden bis mehrere Stunden zuvor an Augen gefangenen worden waren, zeigen, dass dieses Ergebnis nicht vom Ernährungszustand abhängt. Bei den eulacriphagen Noctuiden scheint der Kropf funktionsunfähig zu sein. Seine Reduktion steht sehr wahrscheinlich im Zusammenhang mit der wässerigen Analausscheidung (S. 1452*f*). Die Geschwindigkeit, mit der letztere bei den beiden Arten ausgeschieden wird, macht ein Speicherorgan, wie es der Kropf darstellt, überflüssig. Die mit einem grossen Kropf ausgestatteten Geometriden und Pyraliden weisen in der Tat nur eine sehr langsame und im allgemeinen erst nach Abbruch des Saugens beginnende Analausscheidung auf.

Im übrigen scheint der Verdauungstrakt von *L. griseifusa* und *A. sylvatica* normal gebaut. Bildungen, die der Filterkammer vieler Hemipteren entsprechen, sind nicht vorhanden.

7. PHYSIOLOGISCH-PATHOLOGISCHER TEIL

Die Aufnahme von Tränenflüssigkeit und anderen tierischen Sekreten wirft die Frage auf, was die zoophilen Lepidopteren in diesen Flüssigkeiten suchen.

7.1. Zusammensetzung der verschiedenen Nahrungstypen

a). Tränenflüssigkeit. Sie besteht aus einer wässerigen Lösung von Proteinen und Salzen mit verschiedenen und mengenmässig stark variierenden Zellen. Die genaue Zusammensetzung bei den untersuchten Tieren ist uns nicht bekannt. Nach Rauen (1964) setzt sie sich beim Menschen im wesentlichen wie folgt zusammen: Wasser 98%; Kochsalz 660 mg/100 ml; Eiweisse (Albumin und Globulin) 670 mg/100 ml. Citrat, Vitamin C und Lactoflavin sind in sehr geringen Mengen vorhanden (0,6 bzw. 0,6 bzw. 0,005 mg/100 ml). Zelluläre Bestandteile (Epithelzellen, Leukozyten und Bakterien) sind vor allem im Sekret kranker Augen vorhanden.

b). Hautsekrete. Schweiss (beim Menschen aus 99,5% Wasser, 60 mg/100 ml Chlorid, 2,8 mg/100 ml Aminosäuren-Stickstoff bestehend) und Talg (zur Hauptsache aus Fetten zusammengesetzt) dürften in einem durch Bakterien teilweise abgebauten Zustande aufgenommen werden, was die Verdauung wahrscheinlich wesentlich erleichtert.

c). Blut. Dieses steht den lacriphagen Lepidopteren aus zwei Quellen zur Verfügung: Erstens an den nicht selten auf den erwähnten Wirten vorkommenden Wunden (durch mechanische Verletzung, chronische Entzündung von Insekten-

stichstellen, Frass carnivorer Fliegenmaden etc. verursacht), wo je nach Zustand der Wunde, Blut, Blutserum, Eiter mit zersetztem Gewebe oder durch Speichel aufgelöstes eingetrocknetes Blut aufgenommen wird. Zweitens können jene farblosen bis dunkelroten Tröpfchen gesaugt werden, die von Stechmücken am Anus ausgeschieden werden und sich am Boden oder auf dem Rumpf des Wirtes ansammeln. BOORMAN (1960) zeigte, dass in dieser Analausscheidung gelegentlich einige Erythrozyten beigemischt sind. Wir beobachteten aber oft ganz rote Ausscheidungströpfchen, speziell bei lange saugenden Stechmücken. Diese Erscheinung ist viel häufiger als generell vermutet wird.

d). „Dreck". Damit wird ein schlammartiger, mit Regenwasser stark durchtränkter Boden bezeichnet, dem Urin und Kot (und eventuell auch andere organische Abfälle) beigemischt sind und der durch Mikroorganismen gegärt ist.

7.2. VORKOMMEN DER NAHRUNG IM VERDAUUNGSTRAKT

Tabelle 11 gibt qualitative und quantitative Angaben über den Inhalt des Metteldarmes. Sie wurden aus Ausstrichen und Querschnitten gewonnen.

Auffallend ist die Häufigkeit, mit der Leukozyten (Lymphozyten, Neutrophile, Monozyten) im Mitteldarm der beiden eulacriphagen Noctuiden auftreten.

TABELLE 11

Inhalt des Verdauungskanals

	Vom Auge gesammelt							Blutsaugend				„Dreck"-saugend	
	Eulacriphag		Hemi- oder oligolacriphag										
	Lobocraspis griseifusa	*Arcyophora sylvatica*	*Hypochrosis flavifusata*	*Hypochrosis pyrrhularia*	*Filodes fulvidorsalis*	*Pionea damastesalis*	*Tarsolepis sommeri*	*Pagyda salvalis*	*Hypochrosis flavifusata*	*Hypochrosis pyrrhophaeta*	*Calpe eustrigata*	*Semiothisa fasciata*	*Pionea damastesalis*
Leer	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0
Gefüllt	69	7	6	3	3	3	2	2	2	1	2	2	1
Leukozyten fehlen	9	1	4	2	4	1	1	2	2	1	2	2	1
Wenige vorhanden	23	2	1	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0
Viele vorhanden	37	4	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Erythrozyten vorhanden	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	2	0	0
Epithelzellen vorhanden	59	7	2	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0
Pollen vorhanden	0	0	4	?	?	?	2	0	0	0	0	0	0
Mikroorganismen fehlen	29	6	4	1	3	3	1	2	2	1	2	0	0
Wenige vorhanden	17	1	0	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0
Viele vorhanden	23	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1
Anzahl untersuchter Org.	69	7	6	3	5	4	2	2	2	1	2	2	1

nämlich bei 90% der untersuchten Tiere und oft (bei über 60%) in grossen Mengen. Dagegen wurden keine Erythrozyten gefunden. Wegen der Zuhilfenahme besonderer, für den Nachweis von Erythrozyten geeigneter Methoden ist nicht zu erwarten, dass solche übersehen wurden.

Der Mitteldarm der hemi- und oligolacriphagen Geometriden, Pyraliden und Notodontiden und der bei diesen funktionelle Kropf weisen etwa dieselben Inhalte auf. Bei diesen Gruppen sind aber Leukozyten nur in 40% der untersuchten Fälle im Verdauungskanal vorhanden und nur selten in grossen Mengen. Die direkt an den Augen gefangenen hemi- und oligolacriphagen Falter weisen keine Erythrozyten im Verdauungskanal auf. Dagegen sind in solchen, die gleich nach einer Blutaufnahme untersucht wurden (und in blutsaugenden Begleitarten), Erythrozyten sowohl im Mitteldarm als auch im Kropf gefunden worden.

Lacriphage Falter, die an „Dreck" gesaugt haben, und die typischen, nicht lacriphagen „Dreck"-Sauger weisen in Kropf und Mitteldarm unbekannte körnige Strukturen nebst grossen Mengen von Mikroorganismen auf.

Während im Magen eulacriphager Lepidopteren kein Pollen nachgewiesen werden konnte, waren kleine Mengen von Pollen bei einigen hemi- und oligolacriphagen Faltern vorhanden.

7.3. Zusammensetzung und Funktion der wässerigen Analausscheidung

Die wässerige Analausscheidung bei *L. griseifusa*, *A. sylvatica* und *F. fulvidorsalis* ist klar, farblos, von wässerigem Aussehen und Konsistenz; jene von *F. fulvidorsalis* ist jedoch etwas dickflüssiger. Die ersten Tröpfchen, die *L. griseifusa* nach der Tagesruhe bei Saugbeginn ausscheidet, sind bräunlich gefärbt, da sie noch mit dem braunroten Kot vermengt sind. Im getrockneten Zustande unter dem Phasenkontrast-Mikroskop betrachtet, sind im Rückstand der klaren Ausscheidung Salzkristalle sichtbar, dagegen konnten keine Zellen (Leukozyten oder Epithelzellen) festgestellt werden. Es scheint ferner wahrscheinlich, dass auch ein Grossteil der in der Tränenflüssigkeit gelösten Proteine die Mitteldarmwand nicht passieren, sodass vornehmlich Salzwasser ausgeschieden wird; getrocknete Tränenflüssigkeit sieht wesentlich trüber aus als getrocknete Analausscheidung.

Es folgt, dass die wässerige Analausscheidung das Resultat eines wichtigen Filtrierprozesses darstellt, dank dem die in der Tränenflüssigkeit nur in geringer Menge enthaltenen Leukozyten, Epithelzellen und wahrscheinlich Proteine im Mitteldarm angereichert werden, während die unerwünschten Stoffe ausgeschieden werden.

Über den Vorgang der Filtrierung können vorläufig nur Mutmassungen angestellt werden. Da morphologisch und anatomisch keine Spezialausbildung gefunden wurde, ist anzunehmen, dass das Wasser samt Kochsalz die Mitteldarmwand passiert und in die Malpighi'schen Gefässe gelangt, die den Mitteldarm

in unzähligen Windungen dicht umgeben, und dann durch diese in den Dünndarm geleitet wird, von wo es dann zum Anus fliesst und durch eine alle 6—7 Sekunden stattfindende Kontraktion des Hinterleibs tropfenweise ausgepresst wird. Der weissliche Brei im Mitteldarm besteht neben Leukozyten und Epithelzellen wohl auch aus den Proteinen, die die Mitteldarmwand nicht passieren können und wegen der zu hohen Konzentrierung ausfallen. Eine der wässerigen Analausscheidung ähnliche Erscheinung kommt auch bei Stechmücken (S. 1459) und bei Argasiden (Acarina) als Ausscheidung der Coxaldrüsen vor (Boné, 1943).

7.4. Schätzung der aufgenommenen Tränenmenge

Die Saugdauer, die Zahl der pro Zeiteinheit ausgeschiedenen Tröpfchen und ihr Durchmesser (auf Photographien von *L. griseifusa* beim Ausscheiden gemessen) erlauben eine grobe Schätzung der während einer Mahlzeit aufgenommenen Tränenmenge.

Das Volumen des als kugelförmig angenommenen Tröpfchens ($V = \frac{\pi}{6} d^3$; $d = 1{,}5$ mm) multipliziert mit der durchschnittlichen Zahl der Tröpfchen pro Minute (9,2) und der Saugdauer (mit 60 Minuten angesetzt, was bei weitem nicht das Maximum darstellt) ergibt eine Gesamtmenge von 980 mm^3. Wird der Berechnung die beim Menschen gefundene Zusammensetzung der Tränenflüssigkeit zugrunde gelegt, so würde dies 6,6 mg gelöstem Protein entsprechen. Bei einem Gewicht des Falters von rund 50 mg würde dies $^1/_8$—$^1/_{10}$ des Falters ausmachen. *Anopheles quadrimaculatus* Say und *A. albimanus* Wied. nehmen im Mittel 3,46 mg bzw. 2,58 mg Blut pro Mahlzeit auf, d.h. $1\frac{1}{2}$ bzw. 2 mal ihr Eigengewicht im ungefütterten Zustand (Jeffery, 1956). Bei einem Proteingehalt des Blutes von 19 g/100 ml kommt das aufgenommene Protein über $\frac{1}{4}$ bzw. $\frac{1}{3}$ des Gewichtes der Mücken gleich. Wenn die gelösten Proteine tatsächlich im Darm zurückbehalten werden, dann dürfte die gesamte aufgenommene Proteinmenge mit jener der Stechmücken vergleichbar sein, da *L. griseifusa* meist noch ansehnliche Mengen Leukozyten und Epithelzellen im Magen anreichert und während mehr als einer Nacht Nahrung zu sich nimmt.

7.5. Verdauung von Protein durch adulte Lepidopteren

Stober (1929) zeigte, dass Imagines von Sphingiden und Rhopaloceren keine Proteasen im Darmsaft haben. Aus der Literatur ist uns kein Fall einer Verdauung von Proteinen durch adulte Lepidopteren bekannt. Eine Proteinverdauung ist aber bei tränensaugenden — speziell eulacriphagen — Faltern zu erwarten. Aus der chemischen Zusammensetzung der Tränenflüssigkeit ist klar, dass Augenbesucher in der Tränenflüssigkeit das Wasser oder das Salz oder die Proteine oder eine Kombination dieser Substanzen suchen. Es ist sehr unwahrscheinlich,

dass das Wasser allein gesucht wird, denn ausser während eines Teiles der Trockenzeit ist es im Gebiet nachts in Form von Tau überall an der Vegetation vorhanden; ferner wird bei *L. griseifusa* während der Flüssigkeitsaufnahme andauernd Wasser ausgeschieden. Gegen die Annahme, Salz sei die begehrte Substanz, spricht nicht nur die Beobachtung, dass eine für Ziegen aufgestellte Salzkrippe (in 1*c*) von Nachtfaltern gemieden wurde, sondern auch die Tatsache, dass das Salz mit der wässerigen Analausscheidung aus dem Körper eliminiert wird (S. 1452). Für die eulacriphagen Arten kommen also nur oder mindestens in erster Linie die Leukozyten und Epithelzellen und wahrscheinlich das gelöste Protein, bei hemi- und oligolacriphagen Arten auch Blut als begehrte Substanz in Frage.

Tatsächlich zeigen Experimente (in allen 6 der mit der Methode S. 6 getesteten Exemplaren von *L. griseifusa* positiv, in der früchteleckenden Noctuide *Scotia ypsilon* ROTT. als Kontrolle negativ), dass im Darm der lacriphagen Noctuide eine starke Proteinase vorhanden ist.

7.6. MIKROORGANISMEN IM DARM UND AM RÜSSEL

Im Hinblick auf die Möglichkeit der Übertragung von Krankheiten durch Tränensauger wurden diese auch auf das Vorhandensein von Mikroorganismen untersucht.

BÜTTIKER (pers. Mitteilung) fand selten und in geringer Zahl Mikroorganismen im Darm von *L. griseifusa*. Wir stellten in Querschnitten des Mitteldarms und in Ausstrichen seines Inhaltes bei 50% (bei 20% im Dünndarm) der untersuchten Tränensauger Mikroorganismen fest (Tabelle 11). Es waren vor allem Stäbchen, Kokken und in einigen Fällen Spirochaeten vorhanden (Abb. 45). Nach Dr. J. Nicolet (Veterinär-bakteriologisches Institut der Universität Bern), der freundlicherweise einige unserer Präparate untersuchte, sind wahrscheinlich auch Mykoplasmen nachzuweisen. Das ist von Interesse, weil nach neueren Untersuchungen Mykoplasmen als Erreger der Konjunktivitis bei Gemsen verantwortlich gemacht werden (KLINGLER et al., 1969).

Bei *L. griseifusa* sind auch Ansammlungen von Mikroorganismen aussen am Rüssel, vornehmlich entlang der dorsalen Verankerung der beiden Galeae im basalen Bereich des Rüssels, festgestellt worden. Bei *H. flavifusata* sind viele Mikroorganismen speziell bei den Sperrdornen hängen geblieben.

Ob sich in unseren Präparaten auch pathogene Arten befinden, konnte nicht abgeklärt werden; jedenfalls enthält die Tränenflüssigkeit des Menschen fast stets nicht-pathogene Bakterien (*Staphylococcus albus*, Xerosebazillen, Sarcine, etc.) (BÜRKI, 1961).

Im Zusammenhang mit der Übertragung von Krankheiten soll hier ein sonderbarer Fall erwähnt werden. Der Darminhalt von an Rinderaugen gefangenen lacriphagen Faltern aus (1*c*) ist während einiger Jahre untersucht worden, ohne

dass unter den üblichen Stäbchen und Kokken auffallende Mikroorganismen gefunden wurden. Im März 1969 jedoch wurden im Mitteldarm von 9 *L. griseifusa* und 1 *H. flavifusata* aus einer Serie von etwa 30 Faltern wenige bis sehr viele Spirochaeten nachgewiesen. Kurz darauf meldete uns Herr C. Thinlacs, von dem ich in üblicher Weise die Falter erhalten hatte, dass kurz nach dem Fang der Falter an den Augen seiner Tiere, 27 Rinder und 60 Ziegen (rund 40% bzw. 80% seines Bestandes) gestorben sind und „viele weitere noch krank, äusserst mager und oft mit kranken Augen dalagen". Der zu Hilfe gerufene Tierarzt hat weder Ursache noch Heilmittel gefunden. Nach Herrn Thinlacs handelte es sich um eine in Thailand unter dem Namen *Khò Oon* (soviel wie schwache Glieder oder Gelenke) bekannte Krankheit, die wahrscheinlich durch den wegen einer extremen Trockenzeit herrschenden Mangel on Futter noch verschlimmert worden war. Obwohl nichts Bestimmtes über diesen merkwürdigen Fall ausgesagt werden kann, vermuten wir, dass das plötzliche Auftreten von Spirochaeten in Faltern, die an den Augen der bald danach erkrankten oder schon kranken Wirte gefangen wurden nicht auf Zufall beruht. Hoeden (1967) erwähnt einen Fall aus Israel, bei dem 11 von 101 Rindern innerhalb von 2 Wochen an Leptospirose starben und etwa die Hälfte der übrigen Tiere schwer erkrankten; gleichzeitig starben 40% einer Ziegenherde an derselben Krankheit. Die Übertragung einer tödlich verlaufenden Leptospirose durch Zecken ist im Experiment gelungen (Hadani et al., 1966).

8. DISKUSSION UND SCHLUSSBETRACHTUNG

8.1. Nimmt *L. griseifusa* mittels eines Stechrüssels Blut auf?

Büttiker (1962*b*, 1964*a*) hat angenommen, dass *L. griseifusa* und *A. sylvatica* blutsaugende Lepidopteren seien, die mindestens gelegentlich neben Augenausflüssen auch Blut durch Einstich in lebendes oder jedenfalls eiterndes Gewebe aufnähmen. Er hat im Mitteldarm einiger *L. griseifusa* neben Leukozyten einige Prozent Erythrozyten festgestellt und einige der mit dem ganzen Darminhalt gemachten Präzipitintests waren positiv für Bovidenblut (Büttiker, 1959 und pers. Mitteilung). Die Dornfortsätze der Rüssel dieser Arten sind als eine sägeartige Ausrüstung ähnlich jener der früchtestechenden Lepidopteren interpretiert worden (Büttiker, 1962*b*).

Gegen diese Annahme sprechen folgende Argumente:

1. Verhalten beim Saugakt (S. 1420—1421). Während unsererz weijährigen Feldbeobachtungen ist bei den erwähnten Arten das bei stechenden Faltern auffällige Verhalten (Festklammern und Heben der Vordertarsi, senkrechte Haltung und

Spindelbewegungen des Rüssels, Kopfoszillationen) nie beobachtet worden. Ein ins Gewebe oder in eine Wunde auch nur teilweise eingedrungener Rüssel wurde nie festgestellt.

2. Morphologie des Rüssels. Der Rüssel von *L. griseifusa* unterscheidet sich deutlich vom Rüssel eines stechenden Falters (S. 1440*f*): er ist als ganzes viel flexibler, sein Ende ist zart und stumpf. Die Ausrüstung entbehrt der Aufreisshaken und der aktiv aufrichtbaren Zähnchen. Die verlängerten Sensillen und die Dornfortsätze könnten bei einem vermeintlichen Stechen nicht als sägeartige Ausrüstung arbeiten (S. 1445) und die Sperrdornen sind zu klein dazu (S. 1449). Eine sägeartige Arbeitsweise bei den Dornfortsätzen wird auch durch BOURGOGNE (1970) bezweifelt. Auch bei unseren Experimenten am eigenen Auge waren nach dem Saugen nie verletzte Kapillaren festzustellen (S. 1438).

3. Ernährungsweise. Im Darm von *L. griseifusa* konnten wir nie Erythrozyten feststellen (S. 1452). Dagegen hat BÜTTIKER im Magen einiger *L. griseifusa* Erythrozyten gefunden, die jedoch nur *einige* Prozent der Leukozyten ausmachten. Wären aber die im Darm vorhandenen Erythrozyten durch einen Stich ins Gewebe aufgesaugt worden, dann müssten etwa 99,9 % Erythrozyten und 0,1 % Leukozyten erwartet werden.

Aus dem Gesagten geht somit hervor, dass diese Art nicht durch Stechen zu Blut gelangen kann.

Das sporadische Vorkommen von minimalen Mengen von Erythrozyten im Magen kann am besten durch Diapedese (Extravasierung der Erythrozyten) erklärt werden: bei einer Entzündung werden durch den hohen Blutdruck leicht einzelne Erythrozyten aus den Kapillaren herausgedrückt (FLOREY, 1970) und können dann mit der Tränenflüssigkeit in den Falterdarm gelangen. Ferner kann es bei sehr schweren Entzündungen zu Stockungen in den Kapillaren kommen, wobei diese platzen, was zu kleinen Haemorrhagien führt (COOK, 1966). Bei der eulacriphagen *L. griseifusa* (und wohl auch bei *A. sylvatica*, für welche dieselben Überlegungen gelten) ist die Aufnahme der von Stechmücken ausgeschiedenen Bluttröpfchen und des Blutes offener Wunden am Rumpf der Wirte, wie es bei vielen hemi- und oligolacriphagen Geometriden und Pyraliden vorkommt, nie beobachtet worden; somit bleiben Diapedese und Haemorrhagie anscheinend die einzigen Erklärungen für die Befunde von BÜTTIKER (1959).

Da Erythrozyten nur sporadisch, in minimalen Mengen und allem Anschein nach zufällig durch die beiden Arten aufgenommen werden, scheint uns kein Anlass zu bestehen, diese Falter als blutsaugend zu bezeichnen.

8.2. Lacriphage Lepidopteren als potentielle Krankheitsüberträger

Wegen ihrer Ernährungsweise sind lacriphage Falter von verschiedenen Autoren als potentielle Überträger von Krankheiten, speziell des Auges, angesehen worden (Marshall et al., 1915; Brain, 1929; Reid, 1954; Guilbride et al., 1959; Büttiker, 1964*a*; Bänziger, 1966). In unseren Untersuchungsgebieten sind Bindehautentzündungen auffallend häufig und schwer; sie treten aber auch da auf, wo keine Tränensauger festgestellt wurden, die somit sicher nicht Voraussetzung für die Verbreitung der Krankheit sind, aber doch eine Verstärkerrolle spielen könnten. Nach Silbersiepe und Berge (1950) kann der Bindehautkatarrh mechanisch (Fremdkörper, Nematoden), chemisch (NH_3 Gase) und infektiös verursacht werden. Für die eitrige Bindehautentzündung sind *Rickettsia conjunctivae* (Coles, 1931), *Moraxella bovis* (Bandaranayake, 1954) und Nematoden *(Thelazia sp.)* (Euzeby, 1961) verantwortlich gemacht worden, während nach neueren Untersuchungen eher Mykoplasmen als Erreger in Frage kommen (Klingler et al., 1969).

Lacriphage Lepidopteren könnten auf zwei Arten bei Bindehautentzündungen eine Rolle spielen: *a)* mechanisch durch die Aktion des Rüssels und *b)* als Vektor von Mikroorganismen und Würmern. Im ersten Falle könnte die Ausrüstung des Rüssels, der ständig hin und her bewegt wird, entsprechend einem Fremdkörper wie z.B. Staub, das Auge genügend stark reizen, um einen Bindehautkatarrh hervorzurufen. Ferner wäre es denkbar, dass, obwohl *L. griseifusa* nicht stechen kann, die unzähligen festsitzenden Sperrdornen und die verlängerten Sensillen auf Konjunktiva und Kornea mikroskopisch kleine Ritzen verursachen könnten, die zwar zu klein für eine Haemorrhagie, aber genügend gross sind, um eine bakterielle oder viröse Einwirkung zu erleichtern.

Entsprechende Vermutungen sind über gewisse Dipteren geäussert worden: Unter den Chloropiden sind einige dieser winzigen, ständig die Augen anfliegenden Arten, nämlich *Siphunculina funicola* (Ayyar, 1917; Patton, 1921; Roy, 1928) und *Hippelates pusio* (Herms, 1926), wegen ihrer Ernährungsweise, ihres Verhaltens und gleichzeitigen Auftretens mit Epidemien von Bindehautentzündungen bei Menschen als Überträger dieser Krankheit angesehen worden. Senior-White (1923) und Graham-Smith (1930) haben auf der Unterseite des Labellums bei der ersten, bzw. bei der zweiten Art festgestellt, dass die Ringe der Pseudotracheen von der Oberfläche des Labellums herausragen und wie Zähnchen raspeln können. Sie haben angenommen, dass damit beim Saugen winzige Schnitte verursacht werden, in welche Pathogene leicht eindringen können. Entsprechend den verspürten Schmerzen und der Ausrüstung des Rüssels, speziell der Sperrdornen, könnte *L. griseifusa* eine wichtige Rolle bei Bindehautentzündungen spielen, besonders wenn sie an geschlossenen Augen saugt.

Im zweiten Fall könnten lacriphage Lepidopteren pathogene Mikroorga-

nismen übertragen, wobei sowohl die wässerige Analausscheidung und eventuelle Regurgitate, als auch Rüssel und andere Körperteile als Vehikel dienen könnten. Die oft im Darm und auf dem Rüssel vorkommenden Mikroorganismen und der erwähnte Fall des Rindersterbens (S. 1455) sprechen für die Möglichkeit einer Übertragung.

8.3. Zur Entstehung der lacriphagen Ernährungsweise

Es wurde erwähnt (S. 1426), dass nach den heutigen Kenntnissen das Hauptverbreitungsgebiet lacriphager Falter in tropischen Gebieten mit einer Trockenzeit liegen, während sie in ständig feuchten Tropen weniger vorkommen. In gemässigten und höheren Breiten wurden sie trotz einiger Untersuchungen (in Salerno, Süditalien, durch Büttiker (pers. Mitteilung); in Zürich, in Baggio und Parasacco (Lombardei), in Kampanien (Süditalien) und Sizilien durch Bänziger (unveröff.)) noch nie gefunden. Die Erklärung hierfür könnte vielleicht in der unterschiedlichen Ernährungsmöglichkeit für Lepidopteren der drei Zonen liegen.

In den ständig feuchten Tropen ist Nektar während des ganzen Jahres den Schmetterlingen verfügbar, weil das Blühen einigermassen gleichmässig über das ganze Jahr hinweg verteilt ist (Richards, 1952). In Monsunwaldgebieten hingegen, wo während des grössten Teils der Trockenzeit praktisch kein Blühen stattfindet (Bünning, 1956), müssen adulte Lepidopteren entweder in Ästivation eintreten oder, falls sie nicht genügend Energiereserven gespeichert haben, andere Nahrungsquellen als Nektar suchen. In gemässigten Breiten findet sich ebenfalls eine Blühperiode, aber die blütenlose Zeit fällt hier in den Winter, wenn die Lepidopteren inaktiv sind, sodass wenig Anlass für die Entwicklung neuer Ernährungsweisen gegeben ist. Dies könnte das Fehlen der lacriphagen Falter in solchen Gebieten erklären. In Monsunwaldgebieten könnte Mangel an Nektar während der Trockenzeit den Anstoss zur Aufnahme proteinhaltiger tierischer Ausscheidungen gegeben haben.

Mehrere Nebenfaktoren mögen diese Entwicklung in den Tropen begünstigt haben: die grosse Arten- und Generationenzahl; eine anscheinend geringere Menge von Blüten als in gemässigten Breiten (Shannon, 1928); die Hitze des Tages, speziell während der Trockenzeit, die das Bedürfnis nach Flüssigkeiten fördert. Obwohl Wassermangel als wesentlicher Faktor bei der Entwicklung der lacriphagen Ernährungsweise mitgespielt haben mag, scheint er uns dem periodischen Nektarmangel gegenüber von untergeordneter Bedeutung, da wir beobachteten, dass im Walde wegen der nächtlichen Abkühlung Wasser in Form von Tau auch während eines grossen Teiles der Trockenzeit an der Vegetation kondensiert, sodass selten Wassermangel herrscht. Würde zudem nur Wasser

Physiologie				
Nahrung	verschiedene Sekrete, keine Tränen	verschiedene Sekrete > Tränen	Tränen > verschiedene Sekrete	nur Tränen
Filterprozess im Darm	nicht speziell entwickelt	meist nicht speziell entwickelt	meist schwach entwickelt	hoch entwickelt
Verdauung	Proteinasen vorhanden ?	Proteinasen vorhanden ?	Proteinasen vorhanden ?	Proteinasen vorhanden
Ethologie-Ökologie				
Ort der Nahrungsaufnahme	meist in der Umgebung, selten direkt am Wirt	oft in der Umgebung und am Wirt, seltener an Augen	oft am Wirt und seinen Augen, seltener in seiner Umgebung	nur am Auge selbst
Saugakt	—	Rüssel auf dem Auge wenig bewegt	Rüssel auf dem Auge wenig bewegt	Rüsselzuckung reizt das Auge zur Stimulierung der Tränenausscheidung
	—	Saugen nur an offenen Augen möglich	Saugen nur an offenen Augen möglich	Saugen an *geschlossenen* Augen möglich
	Ängstlichkeit unterschiedlich	Falter oft ängstlich	Falter ängstlich bis nicht sehr beharrlich	Falter meist sehr beharrlich
Saugdauer	unterschiedlich	kurz	kurz; eventuell wiederholt	sehr lang
Empfindungen des Wirtes	—	unangenehm bis ziemlich störend	unangenehm bis ziemlich störend	sehr störend bis ziemlich schmerzhaft
Erreichen der Augen	—	nach längerem Hin- und Herfliegen	indirekt nach einigen Hin- und Herflügen	schnell, direkt
Aktivitätsperiode	vornehmlich erste Nachthälfte	erste Nachthälfte	erste Nachthälfte	ganze Nacht
Flugzeit	während Trockenzeit meist fehlend	während Trockenzeit spärlich oder fehlend	während Trockenzeit spärlich oder fehlend	ganzes Jahr
Wirtsspektrum	—	ohne Präferenz an allen in Frage kommenden Wirten	an allen in Frage kommenden Wirten, einige schwach bevorzugt	keine Falter am Elefantenauge und Hausschwein, gewisse Wirte bevorzugt
Verbreitungsgebiet	Monsunwald- und Regenwaldzone	Monsunwald- und Regenwaldzone	Monsunwald- und Regenwaldzone	nur Monsunwaldzone
Morphologie-Anatomie				
Rüssel	Dornfortsätze ± normal	Dornfortsätze ± normal	Dornfortsätze ± normal	Dornfortsätze lang und breitmaschig angelegt
	keine auffällige Sensillen	keine auffällige Sensillen	meist keine auffällige Sensillen	verlängerte Sensillen (erleichtern vermutlich das Saugen an geschlossenen Augen)
Kropf	normal	normal	normal	verkümmert

gesucht, dann ist nicht einzusehen, wieso Falter reinen Tau vermeiden und nur den mit Hautsekreten oder Blut vermengten Tau saugen.

Wie oben dargelegt, mögen klimatisch-pflanzenökologische Faktoren Anstoss zur Entwicklung einer neuen Ernährungsweise gewesen sein. In diesem Zusammenhang ist ein weiterer Umstand von grosser Bedeutung: die lacriphage Ernährungsweise stellte für Nachtfalter eine noch nicht besetzte ökologische Nische dar. Während der Nacht beobachteten wir ausser Lepidopteren nie andere Insekten an den Augen. Aus eigenen Beobachtungen und Literaturangaben scheinen nur einige Dipteren, nämlich Musciden und Chloropiden, Tränenflüssigkeit *tagsüber* zu saugen. Nachtfalter mussten sich demzufolge gegen keine Konkurrenten behaupten. Lepidopteren sind ferner wegen einiger ihrer Eigentümlichkeiten für eine lacriphage Ernährungsweise besonders geeignet. Der Schmetterlingsrüssel, z.B. derjenige des nektarsaugenden oder früchteleckenden Typus, erlaubt das Saugen am Auge von jeder Stelle aus, indem durch seine Länge die Abschirmung durch die Wimpern des Wirtsauges wirkungslos gemacht wird — Fliegen können demgegenüber fast nur in den Augenwinkeln saugen. Dank seiner Biegsamkeit kann der Schmetterlingsrüssel an einer solch empfindlichen Stelle, wie Konjunktiva und Kornea, vom Wirt toleriert werden; er hat jedoch gleichzeitig die Fähigkeit, das Auge durch sanftes „Kratzen" zu vermehrter Tränenausscheidung zu stimulieren (denn der Rüssel ist von Natur aus mit Unebenheiten und mehr oder weniger spitzigen Fortsätzen versehen).

Wir nehmen an, dass am Anfang dieser Entwicklung tierische Sekrete an der Vegetation aufgenommen wurden, wo sie umherstreifende Tiere abgestrichen hatten. Erst später, nach Anpassung an die sich bewegenden Tiere, mögen die nahrungssuchenden Falter auf die Wirte selbst übergegangen sein, wo neben Hautsekreten und Blut im weiteren Verlauf auch Tränenflüssigkeit aufgesaugt wurde, nacheinander zur oligo-, hemi- und endlich zur eulacriphagen Ernährungsweise führend. Obwohl diese Entwicklung erst in den Anfängen zu stecken scheint, worauf z.B. die kaum entwickelte Wirtsspezifität hinweist, so zeichnen sich doch schon physiologische, ethologische und morphologische Differenzierungen ab, die von der oligo- zur eulacriphagen Stufe immer deutlicher werden (Tabelle 12). Die wichtigsten betreffen die Nahrungswahl, die Reduktion des Kropfes, die Vervollkommnung des Filtrierprozesses und die Saugweise.

Die Entwicklung einer lacriphagen Ernährungsweise ist nicht so ausgefallen, wie sie auf den ersten Blick erscheinen mag. Das Säugetierauge ist eine günstige Nahrungsquelle. Tränenflüssigkeit ist während jeder Jahreszeit in ziemlich konstanten Mengen vorhanden für die Eindeckung der Nahrungs- und Wasserbedürfnisse; sie ist leicht erschliessbar und bietet mit ihren Proteinen eine hochwertige Nahrung, die in genügenden Mengen vorliegt.

9. VERDANKUNGEN

Prof. Dr. W. Sauter sei für seine selbstlose Hilfsbereitschaft und konstruktive Kritik vielmals gedankt, sowie Prof. Dr. P. Bovey für die Überlassung des Dissertationsthemas und für die Vermittlung bei verschiedenen Behörden und Prof. Dr. G. Benz für dessen Ratschläge bei den physiologischen Problemen. Dr. W. Büttiker bin ich für seine unermüdliche Unterstützung — speziell während meines Südostasienaufenthaltes, der sonst kaum Früchte getragen hätte — besonders dankbar. Der Thailändischen Regierung und der ETH danke ich für die finanzielle Unterstützung durch Stipendien, dem Ministry of Education, dem Ministry of Agriculture und dem Ministry of Public Health, Thailand, für ihren Beistand. Ferner bin ich zu dank verpflichtet: Prof. Dr. T. A. Freyvogel (Vorschlag der Klistiermethode), Prof. Dr. H. Heusser und Dr. J. Nicolet (veterinärische, bzw. mikrobiologische Probleme), Dr. D. S. Fletcher (Bestimmung der Lepidopteren) und all jenen unzähligen thailändischen Bauern, die mir so geduldig beistanden.

Summary

1. Three groups of adult lachryphagous Lepidoptera are distinguished: i) those which feed exclusively upon lachrymal secretion (eulachryphagous), ii) those which feed often upon it (hemilachryphagous) and iii) those which feed only occasionally upon it (oligolachryphagous). The latter groups also imbibe fluids such as skin secretions (perspiration, sebum), blood (from open wounds or as anal exudate of mosquitoes), the decomposed mixture of sodden earth with urine and dung, and nectar, either directly on the host or indirectly from the vegetation where they have been left by the hosts.

2. *Faunistics.* 20 Geometrids, 14 Pyralids, 2 Noctuids and 1 Notodontid were found to be lachryphagous species; 26 of the above were not known as such. 25 further species are suspected to be lachryphagous, whereas a large number of species associated with lachryphagous moths do not suck lachrymal fluid but the mentioned skin secretions, excretions and/or blood.

3. In the area of study lachryphagous moths were found only near or within forests and are distributed mainly in tropical monsoon regions and less in the permanently humid regions. *Lobocraspis griseifusa* (eulachryphagous) may be found during any season while non-eulachryphagous moths are scarce during the dry season.

4. *Ethology-ecology*. Eulachryphagous species may suck as long as two hours directly at the eyes. To stimulate lachrymation they twitch the proboscis to the right and the left onto the eye ball. Their proboscis can advance between the lids of closed eyes to obtain food. Non-eulachryphagous species are unable to do this, show no particular proboscis movements, imbibe also the lachrymal fluid running down the cheeks and feed for a few minutes only.

5. 11 new host species were found in addition to the 11 already known. They are not specific to particular lachryphagous species, but big bovids, sambar deer and elephant are generally preferred to other hosts; man is visited only occasionally. Illuminated places (and for certain species also stables) are avoided by the moths.

6. When *L. griseifusa* sucks at the human eye pain is felt mainly at the eye bulb. But when sucking at closed eyes, very strong pains occur at the lids. No wounds, haemorrhage or pathologic complications ensued although the eyes were inflamed.

7. *Morphology*. The proboscis of *L. griseifusa* is comparable to that of non-piercing fruit-sucking moths: very flexible, with blunt and soft tip and passively movable sensillae. The linking processi are sparsely distributed and quite elongated. Over 30 000 minute spines probably keep the coils of the proboscis when at rest. These and the elongated sensillae appear to be responsible for the pain caused by the moth on the lid. They may inflict upon the conjunctiva microscopic incisions which could facilitate the action of pathogens.

8. In eulachryphagous Noctuids, the crop, having no storage function (see 11.), is reduced. In other lachryphagous species it is a normal food storage organ.

9. *Physiology*. In the mid-gut of 90% of eulachryphagous moths, leucocytes and epithelial cells (imbibed with lachrymal fluid) were present (in 60% in great amounts). No erythrocytes nor pollen were found.

10. In hemi- and oligolachryphagous moths, leucocytes and epithelial cells were found less frequently. In specimens which fed upon blood, erythrocytes were present. In some species pollen was present in small amounts.

11. In eulachryphagous species the lachrymal secretion is rapidly filtered during feeding; the cells and probably the proteins contained in the secretion are concentrated in the mid-gut and the excess fluid with the salt expelled as anal exudate (regularly 9 droplets/minute). During one hour nearly 1 cm^3 of secretion is imbibed.

12. It has been found that the mid-gut of *L. griseifusa* contains proteinases, this being the first adult lepidopterous insect ever found to be able to digest proteins.

13. *Pathology*. The digestive tract contained microorganisms in 50% of all cases: bacilli, cocci and spirochetes. Some of them were also found on the outside of the proboscis. Several circumstances supporting the possibility of disease transmission by the moths are discussed.

14. *Conclusions*. Behaviour, feeding habits, and morphology of the proboscis show that, unlike previous assumptions, *L. griseifusa* is not a blood-sucker and cannot penetrate tissues with its proboscis.

15. While oligolachryphagous moths are the first step, the eulachryphagous species display the most evolved stage of ethological, morphological and physiological differentiation in lachryphagy.

16. The development of lachryphagy in moths, and its restriction mainly to tropical regions with a dry season, is possibly due to climatic-phytoecological factors (mainly nectar deficiency during part of the year); moreover, nocturnal lachryphagy represented an unoccupied ecological niche.

Résumé

Le présent travail expose les résultats d'observations et de recherches sur la biologie des Lépidoptères lacryphages de Thaïlande et de Malaisie. On peut en distinguer trois groupes:

a) les *eulacryphages*, qui se nourrissent exclusivement de sécrétions lacrymales;

b) les *hémilacryphages* et

c) les *oligolacryphages* qui s'en nourrissent souvent, respectivement rarement.

Les représentants des deux derniers groupes recherchent également des sécrétions dermales (sueur, sécrétions sébacées, etc.) sur le corps des hôtes où sur la végétation avec laquelle ces derniers ont été en contact, le sang de blessures ouvertes ou d'exsudats anaux de moustiques, les boues imprégnées d'excréments ou d'urine et le nectar.

Les principaux résultats de nos observations et recherches peuvent être résumés comme suit:

1. 37 espèces de Lépidoptères lacryphages, dont 26 pour la première fois, ont été observées dans la région considérée, à savoir: 20 Géométrides, 14 Pyralides, 2 Noctuides et 1 Notodontide.

De plus, 25 autres espèces sont suspectées d'être lacryphages, tandis qu'un grand nombre d'espèces accompagnatrices ne sucent pas de larmes, mais seulement les sécrétions cutanées sus-mentionnées.

2. Dans la zone étudiée, les Lépidoptères lacryphages n'ont été observés que dans ou au voisinage de la forêt. Ils sont surtout répandus dans la région de la mousson et moins abondants dans les régions tropicales perpétuellement humides.

3. La Noctuelle *Lobocraspis griseifusa* (eulacryphage) peut être observée durant toute l'année, tandis que les Lépidoptères non eulacryphages sont rares durant la saison sèche.

4. Les espèces eulacryphages peuvent sucer durant deux heures et plus, toujours à même l'œil. Pour stimuler la sécrétion lacrymale, l'insecte déplace, par mouvements saccadés, sa trompe sur le globe oculaire. Il peut se nourrir dans l'œil clos en faisant pénétrer sa trompe entre les paupières. Les espèces hémi- et oligolacryphages en sont incapables et ne présentent aucun mouvement de la trompe sur l'œil; elles absorbent aussi le liquide lacrymal ruisselant sur les joues, et durant quelques minutes seulement.

5. Onze nouveaux hôtes ont été découverts qui s'ajoutent aux onze déjà connus. Ils ne sont pas spécifiques à telle ou telle espèce de lacryphages, mais les gros bovidés, le Cerf sambar et l'Eléphant sont généralement préférés aux autres hôtes.

Les yeux de l'Homme peuvent être visités occasionnellement.

Les places illuminées, et pour certaines espèces les étables, sont généralement évitées par les papillons.

6. Quand *L. griseifusa* suce sur l'œil humain ouvert, des douleurs sont ressenties au globe oculaire; dans le cas de l'œil fermé, les douleurs, assez vives, affectent les paupières. Dans les expériences faites sur nous-même, il n'en est résulté aucune blessure, hémorrhagie ou complication pathologique, bien que l'œil ait pu être enflammé durant quelques heures.

7. La trompe de *L. griseifusa* est comparable à celle des papillons lécheurs des fruits: très flexible, avec une pointe obtuse et souple et des sensilles allongées, passivement mobiles. Les organes de coaptation dorsaux sont très longs et clairsemés, ce qui pourrait faciliter l'aspiration de la nourriture. La pointe de ces organes est cachée sous ceux de la rangée opposée. Environ 30 000 minuscules épines, qui contribuent probablement à retenir les anneaux de la trompe enroulée, et les sensilles allongées sont apparamment responsables des douleurs causées par cette espèce aux paupières. Elles apparaissent

capables d'infliger à la conjonctive des incisions microscopiques propres à faciliter l'action d'agents pathogènes.

8. Chez les Noctuides eulacryphages, le jabot est réduit et probablement non fonctionnel (voir 11.). Chez les autres Lépidoptères lacryphages, il est un organe d'accumulation normal.

9. Des leucocytes et des cellules épithéliales ont été observés dans l'intestin moyen de 90% des papillons eulacryphages examinés, dans 60% des cas en grand nombre. Ni érythrocytes, ni grains de pollen n'y ont été constatés.

10. Chez les espèces hémi- et oligolacryphages, des leucocytes et des cellules épithéliales ont été observées moins fréquemment que chez les précédentes. On a trouvé des érythrocytes chez les espèces ayant absorbé du sang et, chez quelques espèces, des grains de pollen en petite quantité.

11. Chez les espèces eulacryphages, la sécrétion lacrymale est rapidement filtrée durant l'alimentation. Les cellules et probablement les protéines qu'elle contient sont concentrées dans l'intestin moyen tandis que l'eau en excès et les sels sont expulsés sous forme d'exsudats anaux, à raison de 9 gouttelettes par minute, soit 1 cm^3 à l'heure.

12. On a constaté la présence de protéinases dans l'intestin moyen de *L. griseifusa*, qui est ainsi le premier Lépidoptère connu dont l'adulte soit apte à digérer les protéines.

13. Des microorganismes (bacilles, cocci et spirochètes) ont été observés dans le tube digestif de 50% des cas examinés. Quelques-uns d'entre-eux ont été repérés à l'extérieur de la trompe. La possibilité de transmission de maladies a été discutée.

14. Le comportement, le mode de nutrition et la morphologie de la trompe montrent que, contrairement à certaines suppositions, *L. griseifusa* n'est pas un suceur de sang, et ne peut implanter sa trompe dans les tissus.

15. Tandis que les papillons oligolacryphages représentent la première étape, les espèces eulacryphages marquent le stade le plus évolué de la différenciation éthologique, morphologique et physiologique vers la lacryphagie.

16. L'évolution vers la lacryphagie chez les Lépidoptères nocturnes, et sa restriction aux régions tropicales avec saison sèche, est probablement en relation avec des facteurs climatiques et phytoécologiques, principalement avec l'absence de nectar durant une partie de l'année, la lacryphagie permettant à certains Lépidoptères d'exploiter une niche inoccupée.

LITERATURVERZEICHNIS

AYYAR, T. V. R. 1917. *Notes on the life-history and habitus of the eye-fly, Siphonella funicola, de Meij.* Yb. Dep. Agric. Madras: 76-83.

BANDARANAYAKE, A. 1954. *Infectious kerato-conjunctivitis of cattle.* Ceylon vet. J. 2: 83-85.

BÄNZIGER, H. 1966. *First records of eye-frequenting Lepidoptera from man (preliminary communication).* World Health Organization, Geneva. WHO/EBL/66.81: 1-13 (mimeographed).

— 1968. *Preliminary observations on a skin-piercing blood-sucking moth (Calyptra eustrigata (Hmps.) (Lep., Noctuidae)) in Malaya.* Bull. ent. Res. 58: 159-163.

— 1969. *Erste Beobachtungen über früchtestechende Noctuiden in Europa.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 42: 1-10.

— 1970. *The piercing mechanism of the fruit-piercing moth Calpe* [*Calyptra*] *thalictri Bkh. (Noctuidae) with reference to the skin-piercing blood-sucking moth C. eustrigata Hmps.* Acta trop. 27: 54-88.

— 1971*a*. *Bloodsucking moths of Malaya.* Fauna (zool. Magaz.) 1: 4-16.

— 1971*b*. *Extension and coiling of the lepidopterous proboscis—a new interpretation of the blood-pressure theory.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 43: 225-239.

— und W. BÜTTIKER. 1969. *Records of eye-frequenting Lepidoptera from man.* J. med. Ent. 6: 53-58.

BONÉ, G. J. 1943. *Recherches sur les glandes coxales et la régulation du milieu interne chez l'Ornithodorus moubata Murray.* Ann. Soc. zool. Belg. 74: 16-31.

BOORMAN, J. P. T. 1960. *Observations on the feeding habits of the mosquito Aedes (Stegomyia) aegypti (Linnaeus): the loss of fluid after a blood-meal and the amount of blood taken during feeding.* Ann. trop. Med. Parasit. 54: 8-14.

BOURGOGNE, J. 1970. *Lépidoptères hématophages s'attaquant à l'homme (Noctuidae, Nymphalidae).* Alexanor, 6: 241-246.

BRAIN, C. K. 1929. In: REID, E. T. M. 1954.

BÜNNING, E. 1956. *Der tropische Regenwald.* Springer, Berlin.

BÜRKI, E. 1961. *Lehrbuch der Augenheilkunde: Krankheiten der Bindehaut.* S. Karger, Basel.

BÜTTIKER, W. 1959. *Observations on feeding habits of adult Westermanninae (Lepid., Noctuidae) in Cambodia.* Acta trop. 16: 356-361.

— 1962*a*. *Notes on two species of Westermanninae (Lepid., Noctuidae) from Cambodia.* Proc. R. ent. Soc. Lond. B, 31: 73-76.

— 1962*b*. *Biological and morphological notes on the fruit-piercing and eye-frequenting moths.* Verh. Int. Kongr. Ent. Wien, 1960. 2: 10-15.

— 1964*a*. *Do eye-frequenting Lepidoptera occasionally trouble man?* World Health Organization, Geneva. WHO/EBL/29.64: 1-5.

— 1964*b*. *New observations on eye-frequenting Lepidoptera from S.E. Asia.* Verh. naturf. Ges. Basel 75: 231-236.

— 1966. *Observations on the migration of adult Lobocraspis griseifusa* HMPS. *(Noctuidae, Lepid.) in Cambodia.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 38: 218-222.

— 1967*a*. *Biological notes on eye-frequenting moths from N. Thailand.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 39: 151-179.

BÜTTIKER, W. 1967*b*. *First records of eye-frequenting Lepidoptera from India.* Rev. suisse Zool. 74: 389-398.

— 1967*c*. *First records of eye-frequenting moths from Ceylon.* Ceylon J. Sci. (Biol. Sci.), 7: 91-95.

— 1969*a*. *First records of eye-frequenting Lepidoptera from Nepal.* Rev. suisse Zool. 76: 363-370.

— 1969*b*. *First records of eye-frequenting Lepidoptera from East Pakistan.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 42: 305-312.

— and J. A. WHELLAN. 1966. *Records of eye-frequenting moths from Rhodesia.* Rhodesia agric. J. 63: 24-27.

CHORELY, T. W. 1939 oder 1940. In: REID, E. T. M. 1954.

COLES, J. D. W. H. 1931. In: BANDARANAYAKE, A. 1954.

COLLENETTE, C. L. 1928. *Observations on the bionomics of the Lepidoptera of Matto Grosso, Brazil: Gatherings of butterflies on damp sand, with notes on the attraction of moths to human perspiration.* Trans ent. Soc. Lond. 76: 400-409.

COOK, C. A. G. 1966. *The eyes.* In: Systematic Pathology. Vol. II. Longmans, London.

CRAGG, F. W. 1912. *Studies on the mouth parts and sucking apparatus in the blood-sucking Diptera. I: Philaematomyia insignis.* Scient. Mem. med. Off. San. Dept. Govt. Ind. N.S. 54: 000-000.

DAUBERSCHMIDT, K. 1933. *Vergleichende Morphologie des Lepidopterendarmes und seiner Anhänge.* Z. angew. Ent. 20: 204-267.

EASTHAM, L. E. S. und Y. E. E. EASSA. 1955. *The feeding mechanism of the butterfly Pieris brassicae L.* Phil. Trans. R. Soc. B, 239: 1-43.

EUZEBY, J. 1961. *Maladies vermineuses des animaux domestiques.* Tome I, fasc. 1. Vigot, Paris.

FAURE, G. 1910. *Liquido conservatore per frammenti di organi e per piccoli organismi interi. Ann. Bot.* 7: 63-64.

FLOREY, H. 1970. *General pathology.* Lloyd-Luke, London.

FREYVOGEL, T. A. und C. JAQUET. 1965. *The prerequisites for the formation of a peritrophic membrane in Culicidae females.* Acta trop. 22: 148-154.

GAUSSEN, H. et. al. 1967. *Bioclimats du Sud-Est Asiatique.* Inst. franç., Pondichéry. Tome III.

GRAHAM-SMITH, G. S. 1930. *The Oscinidae (Diptera) as vectors of conjunctivitis, and the anatomy of their mouth parts.* Parasitology 22: 457-466.

GUILBRIDE, P. D. L. 1959. *Bovine infectious keratitis suspected moth-borne outbreak in Uganda.* Bull. epizoot. Dis. Afr. 7: 149-154.

HADANI, A., N. DOLJANSKY, Y. VISHINSKY and S. KAPELLER. 1966. *Studies on the transmission of Leptospira grippotyphosa by „hard" ticks (Ixodoidea, Ixodidae). I. Transmission by Hyalomma excavatum.* Refuah vet. 23: 128-132.

HAMPSON, G. F. 1896. *Fauna of British India including Ceylon and Burma.* London. Vol. 4 and 18.

HERMS, W. B. 1926. *Hippelates flies and certain other pests of the Coachella Valley, California.* J. econ. Ent. 19: 692-695.

HOEDEN, J. van der. 1967. *Twenty years of epidemiological research on leptospirosis in Israel.* Refuah vet. 24: 158-165.

JEFFERY, G. M. 1956. *Blood meal volume in Anopheles quadrimaculatus, A. albimanus and Aedes aegypti.* Exp. Parasit. 5: 371-375.

Joannis, J. de. 1911. *Observations sur les mœurs de quelques Noctiudae (Acontianae) et description d'une espèce nouvelle.* Bull. Soc. ent. Fr., séance du 22 mars.

Klingler, K. et al. 1969. *Neue Befunde über die Gemsblindheit.* Schweiz. Arch. Tierheilk. 10: 587-602.

Küchler, A. W. und J. O. Sawyer. jr. 1967. *A study of the vegetation near Chiengmai, Thailand.* Trans. Kans. Acad. Sci. 70: 281-348.

Marshall, G. A. K. et al. 1915. *A noctuid moth feeding on the moisture from the eyes of mules.* Proc. ent. Soc. Lond.: cxvii-cxix.

Nomura, K. et al. 1965. *Studies on orchard illumination against fruit-piercing moths. I. Analysis of illumination effects, and influence of light elements on moths' activities.* Japanese J. appl. Ent. Zool. 9: 179-186 (Japanisch).

Patton, W. S. 1921. *The morphology and life-history of Herpetomonas siphunculinae sp. nov. parasitic in the alimentary tract of Siphunculina funicola* de Meijere. Indian J. med. Res. 8: 603-612.

— 1933. *A revision of the genera of the tribe Muscini, subfamily Muscinae, based on a comparative study of the male terminalia.* Ann. trop. Med. Parasit. 27: 135-156.

Payne, J. A. and E. W. King. 1969. *Lepidoptera associated with pig carrion.* J. Lepid. Soc. 23: 191-195.

Pinger, P. R. 1970. Persönliche Mitteilung (Brief vom 27.4.70).

Pinhey, E. C. G. 1965. In: Büttiker, W. und J. A. Whellan. 1966.

Poulton, W. F. 1915. In: Marshall, G. A. K. 1915.

Rauen, H. M. 1964. *Biochemisches Taschenbuch.* 2. Teil. Springer, Berlin.

Reed, H. B. Jr. 1958. *A study of dog carcass communities in Tennessee, with special reference to the insects.* Am. Midl. Nat. 59: 213-245.

Reid, E. T. M. 1954. *Observations on feeding habits of adult Arcyophora.* Proc. R. ent. Soc. Lond. B, 23: 200-204.

Remington, C. L. 1947. *General Notes.* Lepid. News, 1: 34.

Richards, P. W. 1952. *The tropical rain forest. An ecological study.* University Press, Cambridge.

Romeis, B. 1948. *Mikroskopische Technik.* Leibniz Verlag, München.

Roy, D. N. 1928. *A note on the breeding and habits of the eye-fly, Siphonella funicola,* Meij. Indian med. Gaz. 63: 369-370.

Schmitt, J. B. 1938. *The feeding mechanism of adult Lepidoptera.* Smithson. misc. Coll. 97: 1-28.

Senior-White, R. 1923. *A note on pseudo tracheal teeth in the „eye-fly" (Siphunculina funicola,* de Meijère*).* Indian J. med. Res. 10: 825-827.

Shannon, R. C. 1928. Zoophilous moths. *Science*, Lond. 68: 461-462.

Silbersiepe, E. und E. Berge. 1950. *Lehrbuch der speziellen Chirurgie für Tierärzte und Studierende.* Ferdinand Enke, Stuttgart.

Snodgrass, R. E. 1935. *Principles of insect morphology.* McGraw-Hill, New York.

Stober, W. K. 1929. *Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Lepidopteren.* Z. vergl. Physiol. 6: 530-565.

Tams, W. H. T. In: Reid, E. T. M. 1954.

Taylor, T. H. C. In: Reid, E. T. M. 1954.

Tha Htoo. 1963. In: Büttiker, W. 1964*a*.

Toit, R. du 1958. In: Büttiker, W. 1964*b*.

Walter, H. und U. Lieth. 1960. Klimadiagramme-Weltatlas. G. Fischer, Jena.

WHITEHEAD, V. B. and D. J. RUST. 1967. *Orchard illumination as a counter to the fruit-piercing moth.* Decid. Fruit Grow. 17: 357-358.

WIESMANN, R. 1961. *Untersuchungen über Fliegenkonzentrationen und Fliegenansammlungen in Viehställen.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 34: 187-209.

— 1962. *Untersuchungen über den „Fly-factor" und den Herdentrieb bei der Stubenfliege, Musca domestica L.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 35: 69-114.

WIGGLESWORTH, V. B. 1959. *Simple methods for cutting sections in the 0,5 to 1 μ range and for sections of chitin.* Q. J. microsc. Sci. 100: 315-320.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 79, fasc. 4, n° 64: 1471-1597 — Février 1973

Untersuchungen über das embryonale und postembryonale Organwachstum bei Vogelarten mit verschiedenem Ontogenesemodus

von

Magdalena NEFF
(Zoologische Anstalt der Universität Basel)

Mit 36 Abbildungen und 25 Tabellen

INHALT

EINLEITUNG

Dem tierischen Wachstum galten schon viele Untersuchungen, die zum Ziel hatten, allgemeine Wachstumsgesetze zu finden und anzuwenden. Weniger Gewicht wurde bisher auf die Tatsache gelegt, dass das Wachstum ein wichtiger Teilprozess der Ontogenese einer Tierart ist und dass es in diesem Zusammenhang neben allgemeinen Gesetzmässigkeiten gruppen- oder arttypische Besonderheiten aufweisen kann.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit dem Gewichtswachstum von Körper

und Organen verschiedener Vogelarten während ihrer embryonalen und postembryonalen Entwicklung. Im Mittelpunkt stehen dabei die Beziehungen zwischen den beiden Ontogenesetypen Nestflüchter und Nesthocker, wie sie auch in anderen aus der Zoologischen Anstalt Basel hervorgegangenen Studien bereits behandelt worden sind.

Die Ergebnisse früherer Untersuchungen wurden teilweise in dieser Arbeit verwertet: LATIMER (1924, 1925, 1928) analysierte das postembryonale Körper- und Organwachstum beim Huhn; die Studien von KAUFMAN (1927, 1929, 1930, 1962) und KAUFMAN et al. (1931, 1934) befassten sich mit dem embryonalen und postembryonalen Organwachstum bei Huhn und Taube. Das embryonale Organwachstum beim Hühnchen wurde ferner durch SCHMALHAUSEN (1926, 1927) und DUYFF (1939) untersucht. SUTTER (1943) verglich das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln und lenkte dabei die Aufmerksamkeit stärker auf die komplexen Wachstumsverhältnisse bei den Nesthockern, die im Gegensatz zu den als schlechthin vogeltypisch geltenden Verhältnissen beim Haushuhn oft wenig beachtet werden. KOCHER (1948) untersuchte schliesslich das gesamte Hirnwachstum beim Alpensegler.

A. PORTMANN hat in seinen umfassenden Studien über die Ontogenese der Vögel seit 1935 immer wieder auf die Besonderheiten im Verlauf des Organwachstums beider Ontogenesetypen hingewiesen und ihre Bedeutung im Gesamtbild der Vogelentwicklung aufgezeigt. Diese Aspekte sollen durch unsere ergänzenden Untersuchungen an Hand von zahlreicherem Material weiterverfolgt und vertieft werden.

Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. A. Portmann, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit entstanden ist, danke ich besonders herzlich für die Überlassung des Themas, für seine vielfältigen Anregungen und seine wertvolle Kritik. Ebenso gilt mein herzlicher Dank Herrn Prof. Dr. R. Geigy für die Übernahme des Korreferates. — Für die Unterstützung, die mir bei der Beschaffung des notwendigen Materials für meine Untersuchungen zuteil wurde, danke ich an dieser Stelle besonders Herrn H. Arn, der mir sorgfältig datierte Stadien aus der von ihm betreuten Solothurner Alpensegler-Kolonie zur Verfügung stellte, ausserdem Herrn H. Feuz (Tierpark „Lange Erlen", Basel), Herrn Dr. A. Schifferli (Vogelwarte Sempach) und zahlreichen anderen Helfern. Ferner danke ich cand. phil. R. Heinertz für seine Hilfe bei der Ausführung der Zeichnungen.

MATERIAL UND METHODE

Tabelle 1.

Untersuchte Vogelarten

Art	Brutzeit (Tage)	Alter (Tage)	Anzahl
a) Nestflüchter:			
1) *Anas platyrhynchos*, Stockente	28	e: 8—28 pe: 0—ca. 120 ad:	34 68 7
2) *Gallus domesticus*, Haushuhn	21	e: 7—20 pe: Schlüpftag	22 2
b) Nesthocker:			
1) *Melopsittacus undulatus*, Wellensittich	18	e: 13—18 pe: 0—ca. 120	27 61
2) *Apus melba*, Alpensegler	20	e: 11—20 pe: 0—50 ad:	24 38 7
3) *Columba domestica*, Haustaube	17	e: 11—17 pe: 0—ca. 65 ad:	23 51 8
4) *Turdus merula*, Amsel	14	e: 11—14 pe: 0—100 ad:	24 61 4
5) *Passer domesticus*, Haussperling	13	e: 9—13 pe: 0—ca. 25 ad:	21 55 6

e = embryonal, pe = postembryonal, ad = adult.

Wie Tabelle 1 zeigt, wurde bei den Nesthockern nur die spätembryonale Entwicklung untersucht. Die etwas unregelmässige Verteilung hinsichtlich der Postembryonalstadien der einzelnen Arten ist auf die verschiedenen praktischen Möglichkeiten der Materialbeschaffung zurückzuführen.

Die Embryonalstadien stammen im allgemeinen aus Eiern, die unter natürlichen Bedingungen bebrütet wurden. Lediglich die Eier der Stockente (aus Zuchten des Tierparks „Lange Erlen", Basel, und aus der Vogelwarte Sempach) wurden in unserem Institut künstlich erbrütet, wo auch die Aufzucht der jungen Enten erfolgte. Die Eier und Jungvögel des Alpenseglers stammen aus der Brutkolonie in Solothurn, die des Wellensittichs aus Zuchten der Zoologischen Anstalt Basel; bei den Tauben handelt es sich um Embryonalstadien aus einer Brieftaubenzucht und um Junge aus Nestern der in Basel verwilderten Haustauben. Die Eier von Amsel und Haussperling sammelte ich im Freiland (Basel und Umgebung). (Beim Sperling waren die Nester meistens schwer zugänglich, so dass eine regelmässige Kontrolle und daher genaue Datierung mancher

Stadien nicht möglich war und deren Alter durch Vergleich annähernd bestimmt werden musste.) Die Jungvögel von Amsel und Sperling wie auch die jungen Tauben wurden kurz vor dem Zeitpunkt des Ausfliegens den Nestern entnommen und, soweit es nötig war, in der Zool. Anstalt weiter aufgezogen. Bei den adulten Exemplaren dieser drei Arten handelt es sich grösstenteils um unmittelbar im Freien gefangene oder abgeschossene Vögel.

Die Embryonen und die mit Chloroform getöteten Jungvögel wurden in 10%igem Formol fixiert und in 5%igem Formol konserviert. Bei den Postembryonalstadien und den adulten Tieren ermittelte ich das Totalgewicht jeweils vor, bei den Embryonen nach der Fixierung. Für die Organe der Hühnchenembryonen wurden ausnahmsweise die Frischgewichte bestimmt.

Folgende Organe wurden zur Gewichtsbestimmung entnommen: 1. Darmtractus (vom Beginn des Ösophagus bis zur Kloake); 2. Leber; 3. Nieren (unter Entfernung der Blutgefässe); 4. Herz (unter Abtrennung der grossen Gefässe an deren Austrittsstelle und Entfernung des Pericards); 5. Lungen (ohne Hauptbronchien); 6. Gehirn (unter Abtrennung der Hirnnerven an ihrer Austrittsstelle und — bei den pe-Stadien — Entfernung der Hirnhäute); 7. Augen (unter Entfernung von Bindegewebe, Muskeln und Nerven). Der Darmtractus wurde vor dem Wiegen von Mesenterium, Fett und Blutgefässen befreit und Magen- (Kropf-) und Darminhalt durch Ausspülen entfernt. Ebenso wurde geronnenes Blut aus den einzelnen Organen entfernt und die Lungen durch Auspressen nach Möglichkeit von der in ihnen enthaltenen Konservierungsflüssigkeit befreit. Bei den übrigen Organen beseitigte ich die der Oberfläche anhaftende Flüssigkeit durch Abtupfen mit Fliesspapier.

Zur Bestimmung der Organgewichte benützte ich eine Analysenwaage (Empfindlichkeit 1/10 mg). Nach dem Wiegen wurden die Organe der embryonalen und früh postembryonalen Stadien im Thermostat bei ca. 100° C mehrere Tage lang getrocknet (bis zum Konstantbleiben ihres Gewichtes). Ebenso wurde mit der vor der Sektion total abpräparierten Körper- und Federhaut (ohne Hornbildung von Schnabel und Füssen) verfahren und ihr Trockengewicht bestimmt. — An Hand von ergänzendem Zahlenmaterial aus früher in der Zoologischen Anstalt Basel durchgeführten Wägungen konnte vor allem auch das postembryonale Organwachstums des Stars behandelt werden. Die Zahlen für die embryonalen und postembryonalen Organgewichte des Haushuhns sind zum grössten Teil der Literatur entnommen.

Zur Auswertung der ermittelten Gewichte wurden die Organe in drei Gruppen eingeteilt: 1. Stoffwechselorgane (Darmtractus, Leber, Niere); 2. Kreislauf- und Atmungsorgane (Herz, Lunge); 3. Organe des Nervensystems (Hirn, Augen). Diese Gliederung ergibt sich in grossen Zügen aus der verschiedenen funktionellen Bedeutung der untersuchten Organe: Aufbau, Betrieb und Orientierung. — Parallel zum Wachstum der Organe wurde die embryonale und postembryonale Gewichtsentwicklung des Gesamtkörpers verfolgt.

Alle Berechnungen und graphischen Darstellungen basieren auf den aus den Einzelwägungen der jeweiligen Stadien berechneten Mittelwerten. Ausnahmsweise (z.B. beim embryonalen Wachstum der Stockente) wurden die Mittelwerte aus den Gewichten von jeweils 2—3 Tage umfassenden Altersgruppen berechnet. — Für die graphische Darstellung des Wachstums als Funktion der Zeit wurde die halblogarithmische Form gewählt und dabei im allgemeinen für die spätere Postembryonalzeit der Abszissenmassstab verkleinert.

Der Darstellung des Organwachstums in Beziehung zum Körperwachstum liegt das Gesetz der einfachen Allometrie nach Huxley (1924) zugrunde, ausgedrückt durch

die Formel: $y = b\,x^{\alpha}$. Danach steht die Wachstumsgeschwindigkeit eines Organs y zu derjenigen des Gesamtkörpers x in einem konstanten Verhältnis. (Die Konstante b stellt den Wert y dar, wenn $x = 1$ ist.) Bei der Auftragung der Organgewichte als Funktion der Körpergewichte im doppelt logarithmischen Koordinatensystem liegen die Werte approximativ auf Geraden, aus deren Anstieg jeweils die Wachstumskonstante α für einen bestimmten Zeitabschnitt abgelesen werden kann. (α = tang des Neigungswinkels der Geraden.) Ist dieser Wert 1, der Neigungswinkel also 45°, dann handelt es sich um isometrisches Wachstum, d.h. gleiche Wachstumsgeschwindigkeit bei Organ und Körper. Positive Allometrie (grössere Wachstumsgeschwindigkeit des Organs im Vergleich zum Körper) liegt vor bei $\alpha > 1$, negative Allometrie (geringere Wachstumsgeschwindigkeit des Organs) bei $\alpha < 1$.

Als Mass für den relativen Wachstumsertrag während der Postembryonalzeit dient der postembryonale Vermehrungsfaktor, d.h. der Quotient aus Adultgewicht und Schlüpfgewicht des Körpers oder eines Organs. Schliesslich gibt der relative Vermehrungsfaktor (Quotient aus dem postembryonalen Vermehrungsfaktor eines Organs und demjenigen des Gesamtkörpers) an, um wievielmal mehr oder weniger als der Körper sich das betreffende Organ vom Schlüpf- bis zum Adultzustand vermehren muss. — Die für die Organe ermittelten Trockengewichte wurden jeweils in % ihres Fixierungsgewichtes (bzw. des Frischgewichtes bei unseren Hühnerembryonen) ausgedrückt und diese relativen Werte in Anlehnung an andere Autoren als „Trockensubstanzgehalt" bezeichnet. Die Prozentwerte für das Trockengewicht des Integuments sind auf das Gesamtkörpergewicht (Frischgewicht) des betreffenden Stadiums bezogen.

I. DAS EMBRYONALE UND POSTEMBRYONALE ORGANWACHSTUM BEI NESTFLÜCHTERN

A. Stockente (*Anas platyrhynchos*)

Die Stockente (Brutzeit: 28 Tage) ist ein Beispiel für einen früh selbständigen Nestflüchter mit verzögerter Ausbildung der Flugfedern. Die relativ niedrige Vermehrungszahl der Hemisphären (4,93, nach Portmann, 1947) weist auf den weit entwickelten Zustand des Jungvogels unmittelbar nach dem Schlüpfen.

a). Das embryonale Wachstum (Abb. 1)

Die drei Stoffwechselorgane sowie Herz und Lunge verlangsamen ihr Wachstum vom 20. e-Tag an mehr oder weniger stark. — Das Hirn weist um den 8.—10. Bruttag von allen Organen das höchste Gewicht auf und behält diesen Rang bis zum Schlüpftag bei. Die Augen wachsen vom 18 .e-Tag an auffallend langsam.

Der Gesamtkörper wächst ähnlich wie das Herz und zeigt ebenfalls nach dem 20. e-Tag eine leichte Verlangsamung seines Wachstums.

b). Das postembryonale Wachstum (Abb. 1)

Unter den Stoffwechselorganen ist der Darm zwischen dem 1. und 4./5. pe-Tag durch besonders rasches Wachstum gekennzeichnet. Nach dem 20. Tag wachsen alle drei Organe nur noch langsam weiter und erreichen mit 30 Tagen etwa ihren Adultgewichten entsprechende Werte. Die höchsten Postembryonalgewichte weisen Darm und Niere mit 60, die Leber mit 100 Tagen auf. — Herz und Lunge zeigen zunächst ähnliche Gewichtswerte; um den 10. Tag steigt das Gewicht der Lunge sprunghaft an. Seinen Adultwert erreicht das Herz mit 60, die Lunge hingegen schon mit 40 Tagen. Um den 100. Tag sind beide Organe etwas schwerer als die jeweiligen durchschnittlichen Adultgewichte. — Hirn und Augen fallen durch ihr langsames postembryonales Wachstum auf, das bei diesen Organen mit 60 bzw. mit etwa 100 Tagen beendet ist.

Der Gesamtkörper erreicht am 60. Tag seinen Adultwert. Nach diesem Zeitpunkt erfolgt wieder eine Gewichtsabnahme, die, wie auch VESELOVSKY (1953) feststellt, bei der Stockente mit dem starken Endwachstum der Schwungfedern und dem damit verbundenen erhöhten Grundumsatz in Zusammenhang gebracht werden kann. Mit 100 Tagen ist nach unseren Werten das Körpergewicht wieder auf 1200 g angestiegen.

TABELLE 2.

Postembryonales Organwachstum der Stockente: Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren (Schlüpftag bis Adultzustand)

	Gesamtgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	31	25	18,5	14,15	20,4	22	4,05	4,6
Relative Verm. Fakt.	—	0,81	0,6	0,46	0,66	0,71	0,13	0,15

Die postembryonalen Vermehrungsfaktoren geben an, um welches Vielfache das Schlüpfgewicht eines Organs oder des Gesamtkörpers bis zum Adultzustand vermehrt wird. — Die Sonderstellung der beiden Organe, die das Nervensystem repräsentieren, wird aus Tab. 2 ersichtlich: Am Schlüpftag haben Hirn und Augen schon 22—25% ihrer Adultgewichte erreicht, während die Organe der beiden anderen Gruppen ihre Gewichte noch 14—25mal vermehren müssen. — Wie die relativen Vermehrungsfaktoren (s. S. 1476) zeigen, haben die einzelnen Organe nur einen Bruchteil des postembryonalen Körperwachstums zu leisten.

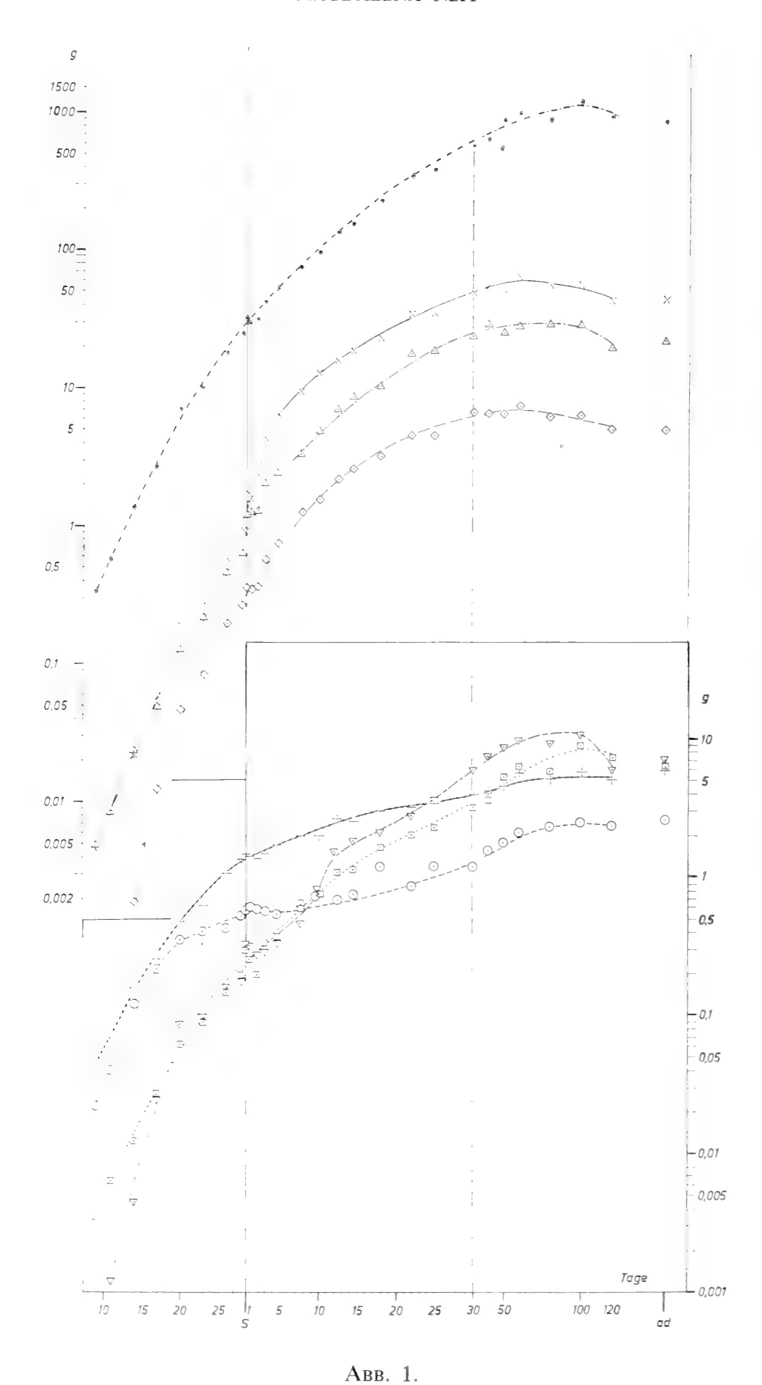


ABB. 1.

Anas platyrhynchos. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum (Zeichenerklärung s. Abb. 2).

c). Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum

Aus der doppelt logarithmischen Darstellung von Abbildung 2 wurden die Wachstumskonstanten (α) graphisch ermittelt und für die verschiedenen Organe nach Wachstumsabschnitten in Tabelle 3 zusammengestellt.

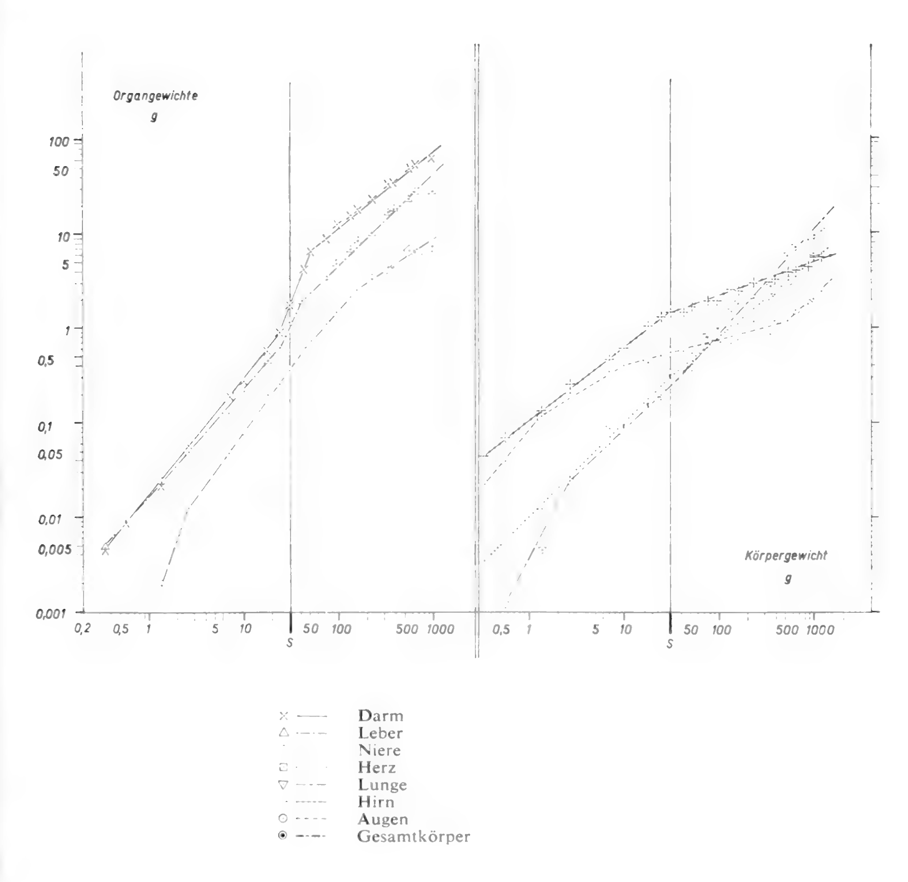


Abb. 2.

Anas platyrhynchos. Embryonales und postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums.

Während die Stoffwechselorgane wie auch Herz und Lunge stets mit grösserer, gleicher oder kaum geringerer Geschwindigkeit wie der Gesamtkörper wachsen, trifft dies für das Hirn nicht zu: Seine embryonale negative Allometrie verstärkt sich mit dem Schlüpftag noch. Die Augen zeigen zwischen dem 13./14. e-Tag und dem 30. pe-Tag stark negativ allometrisches Wachstum.

TABELLE 3.

Das embryonale und postembryonale Organwachstum der Stockente als Funktion ihres Körperwachstums Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

DARM		LEBER		NIERE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
9—28 e	1,2	9—28 e	1,13	13/14—16/17 e	3,16
28 e—4/5 pe	2,53	28 e—3 pe	2,22	16/17 e—4/5 pe	1,4
4/5—40 pe	0,8	3—40 pe	1,0	4/5—14/15 pe	1,07
				14/15—60 pe	0,7

HERZ		LUNGE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
9 e—S	1,0	11—16/17 e	1,91
S—60 pe	0,8	16/17 e—3 pe	0,96
		3—100 pe	1,09

HIRN		AUGEN	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
9 e—S	0,77	9—13/14 e	1,2
S—100 pe	0,36	13/14—22/23 e	0,57
		22/23 e—30 pe	0,28
		30—100 pe	0,94

d). Relative Organgewichte

In Abbildung 3 werden die relativen Organgewichte, d.h. die Prozentanteile der Organgewichte am jeweiligen Gesamtkörpergewicht, während der beiden Entwicklungsperioden verglichen. Bei dieser Darstellung wählten wir das Herz als Basis, da sich sein relatives Gewicht über die ganze Entwicklungszeit von allen Organen am wenigsten verändert. Lediglich die Lunge überschreitet wie das Herz 1% des Körpergewichtes selten und dann nur unwesentlich. — Vor allem das relative Darmgewicht steigt in den ersten Postembryonaltagen stark an (Höchstwert: 13%); bis zum 50. Tag vermindert es sich wieder auf ca. 6%. Das relative Lebergewicht erreicht, weniger schroff zunehmend, etwa 5,5% um den 15. pe-Tag und sinkt allmählich wieder auf 2% am 100. Tag ab. — Hirn

und Augen verhalten sich umgekehrt wie Leber und Darm: Am Anfang der beobachteten Embryonalperiode zeigen ihre Gewichte mit 13,3% bzw. 8,8% jeweils den höchsten Anteil am Totalgewicht, der dann bis etwa zum 50. pe-Tag allmählich auf ca. 0,5% bzw. 0,2% absinkt.

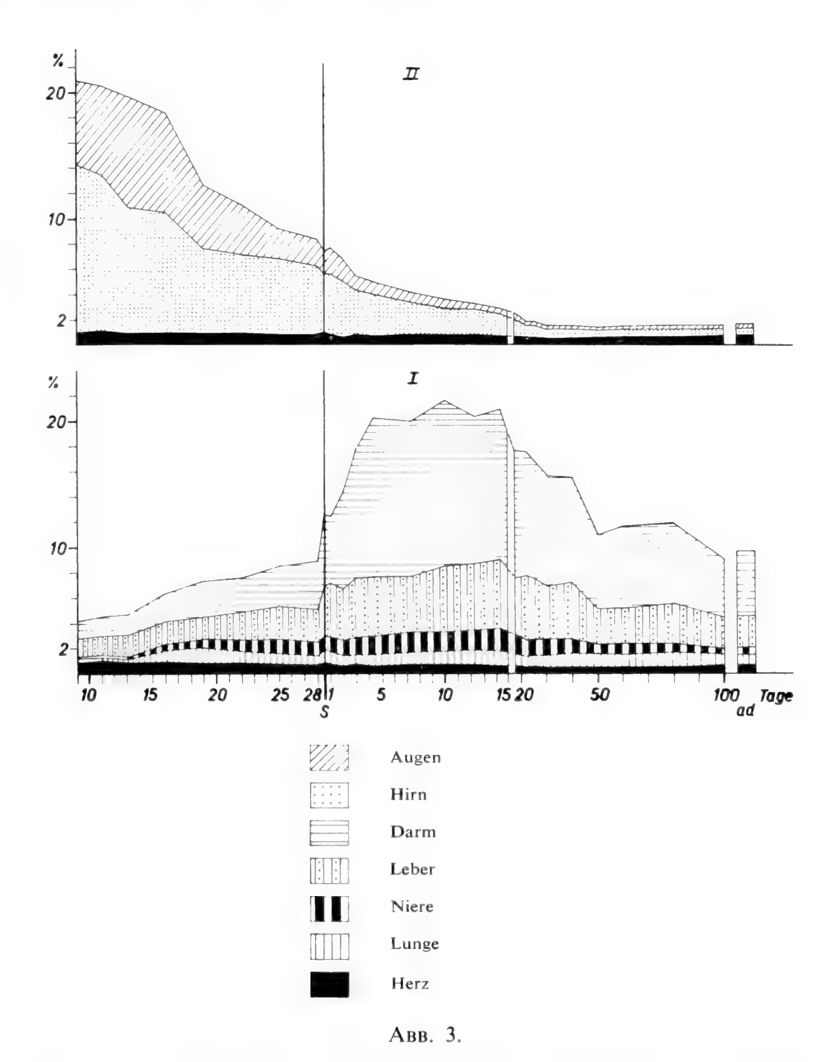


ABB. 3.

Anas platyrhynchos. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.

e). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der Embryonalzeit (Abb. 4)

Bei allen Organen fällt der Anstieg des Trockensubstanzwertes bis zum 28. e-Tag auf, der sich bei den Stoffwechselorganen, bei Lunge und Hirn auf den Schlüpfmoment hin noch stärker fortsetzt.

Um die relative Zunahme des Integuments während der Embryonalzeit verfolgen zu können, wurde sein Trockengewicht in % des jeweiligen Gesamt-

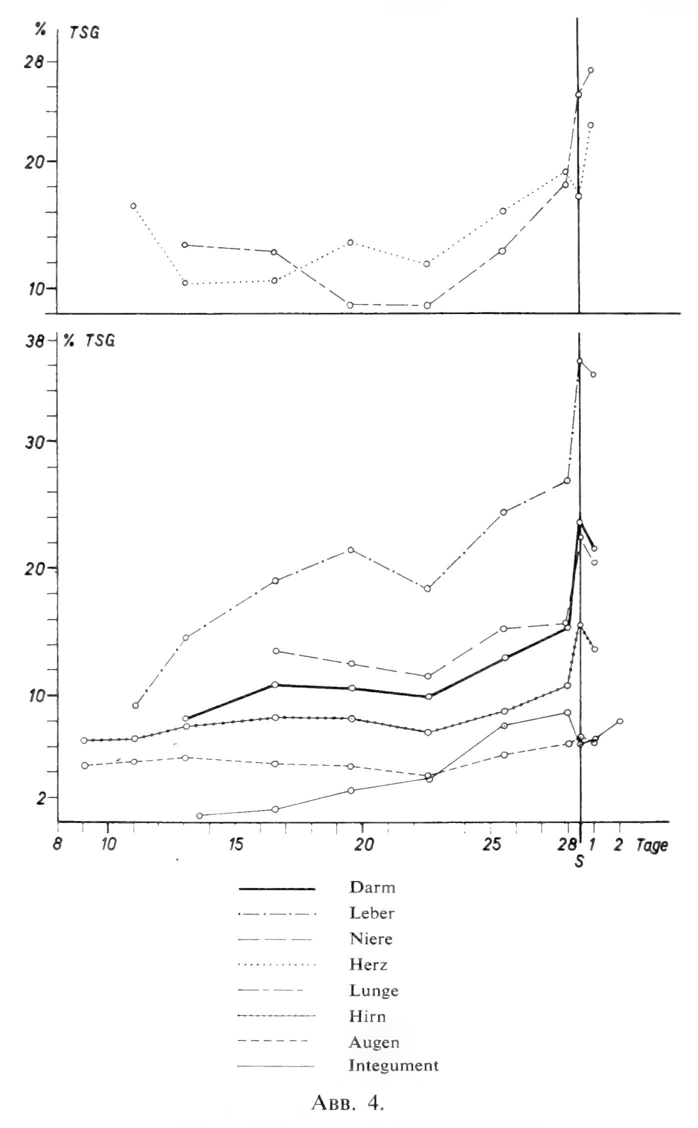


Abb. 4.

Anas platyrhynchos. Der embryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments.

körpergewichtes (Frischgewicht) berechnet. Vom 12.—15. e-Tag bis zum 28. e-Tag vermehrt sich dieses relative Trockengewicht beträchtlich, d.h. von 0,6% auf 8,7%. Um den Schlüpftag geht sein Wert zurück, erhöht sich nach dem 1 pe-Tag aber wieder.

B. Haushuhn *(Gallus domesticus)*

Da das Huhn eines der am häufigsten benützten Objekte für Entwicklungsstudien ist, wurde auch sein Körper- und Organwachstum schon mehrfach untersucht. Wir haben deshalb nur in beschränktem Umfang eigene Gewichtsanalysen durchgeführt und geben hier vor allem einen Überblick über die Resultate einiger anderer Autoren.

Als Vertreter der *Phasianidae* ist *Gallus domesticus* ein rangniedriger Nestflüchter (Brutzeit: 21 Tage), dessen Flugfähigkeit sich lange vor dem Erreichen des definitiven Körpergewichtes entwickelt. Die Hemisphären-Vermehrungszahl des Haushuhns stimmt mit 4,86 (nach Sutter, 1943) nahezu mit derjenigen der Stockente überein.

a) Das embryonale Wachstum (Abb. 5)

Die Stoffwechselorgane sowie Herz und Lunge sind bis zum 10. e-Tag durch besonders rasches Wachstum gekennzeichnet; um den 14./15. e-Tag verlangsamt es sich im allgemeinen. — Hirn und Augen weisen am 7. e-Tag weitaus höhere Gewichte auf als alle übrigen Organe. Bereits am 10./11. Tag beginnt das Hirn langsamer zu wachsen (nach den Werten von Kaufman, 1930, Duyff, 1939, und Sutter, 1943, wie auch nach unseren eigenen Analysen) und nimmt vom 18. e-Tag an nach allen Autoren nur noch wenig zu. Die Augen zeigen nach unseren und den Werten von Schmalhausen (1927) besonders vom 10. Tag an ein sehr langsames Wachstum.

Der Gesamtkörper verlangsamt nach unseren Beobachtungen sein embryonales Wachstum nach dem 13. und nach dem 17. Tag. Schmalhausen (1926, 1927) und Duyff (1939) stellten am 14. bzw. 15./16. e-Tag ebenfalls eine Abnahme seiner Wachstumsintensität fest.

b) Das postembryonale Wachstum (Abb. 5)

Unter den Stoffwechselorganen wachsen Darmtractus und Leber zunächst etwas schneller als die Niere. Die beiden ersten Organe gehen um den 90. Tag zu langsamerem Wachstum über, die Niere bereits am 70. Tag. Vom 190. Tag an ist keine nennenswerte Zunahme mehr festzustellen. — Herz und Lunge verlangsamen ihr Wachstum nach dem 20. Tag und später nach dem 70. bzw. 110. Tag noch stärker, wachsen aber bis etwa zum 200. Tag noch gleichmässig weiter. — Hirn und Augen wachsen im Vergleich zu den übrigen Organen auffallend langsam und nehmen nach dem 190. Tag kaum mehr an Gewicht zu.

Mitchell et al. (1926) untersuchten das postembryonale Organwachstum des Haushuhns bei der Rasse „White Plymouth Rock Chickens“ und fanden ähnliche Verhältnisse wie Latimer (1924): Die Stoffwechselorgane beginnen bereits nach dem 50. pe-Tag langsamer zu wachsen und zeigen nach dem 200. Tag nur noch eine geringe

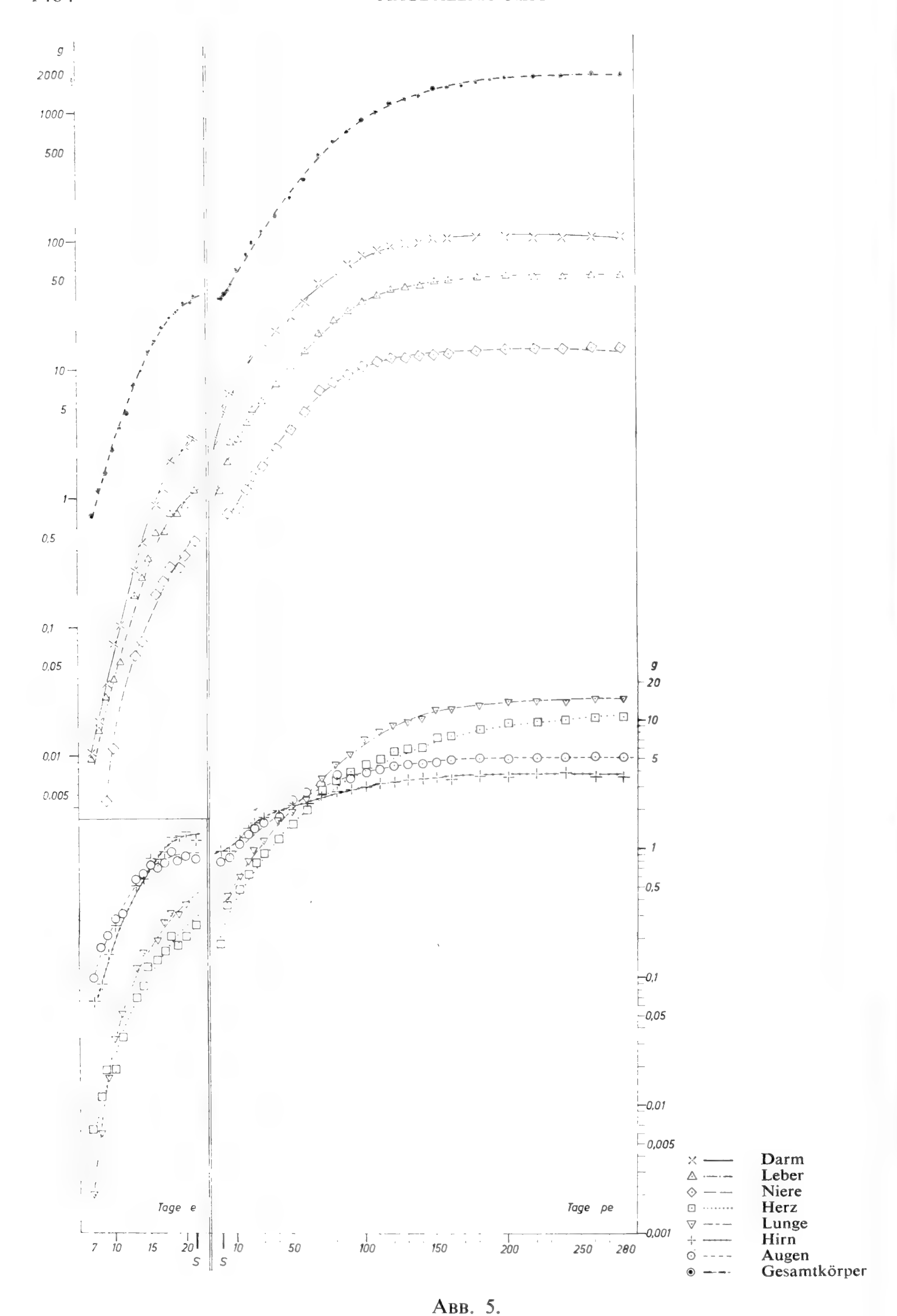


ABB. 5.

Gallus domesticus. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum. a. Embryonaler Abschnitt: nach eigenen Werten; b. postembryonaler Abschnitt: nach Werten von LATIMER, 1924 („Single Comb White Leghorn"). — (Abszissenmassstab verkürzt.)

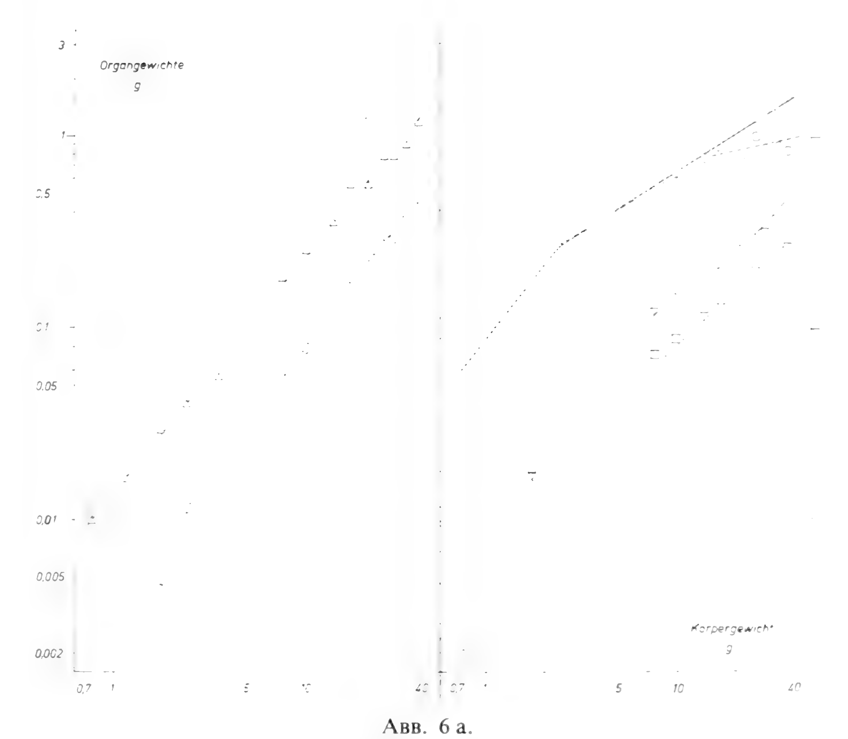


ABB. 6 a.

Gallus domesticus. Embryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (nach eigenen Werten). (Zeichenerklärung s. Abb. 7.)

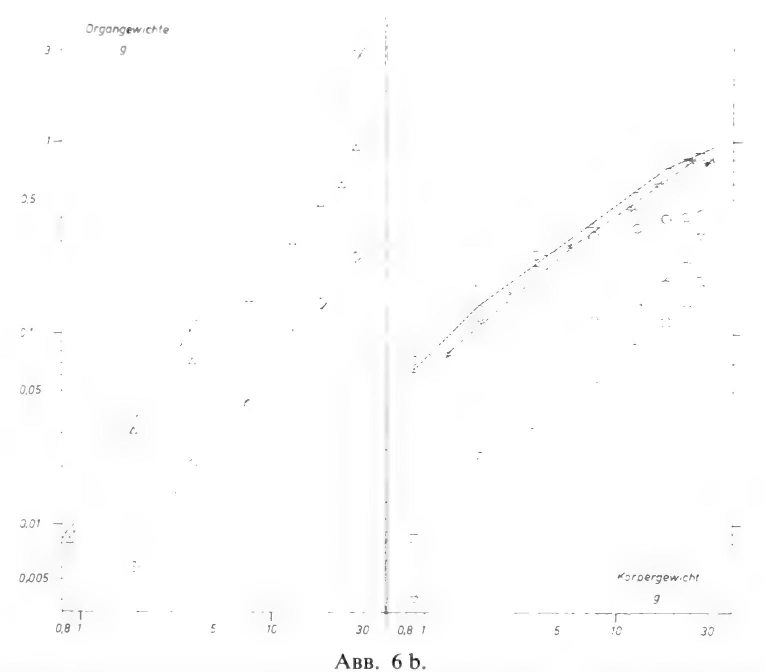


ABB. 6 b.

Gallus domesticus. Embryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (nach Werten von KAUFMAN, 1930, und SUTTER, 1943).
(In Abb. 6 b und 6 c ist das Augenwachstum nur für 1 Auge berücksichtigt.)

Organgewichte g

2, 1, 0,5, 0,1, 0,05, 0,01, 0,005, 0,001

Körpergewicht g

0,7 1 5 10 50 0,7 1 5 10 50

Abb. 6 c.

Gallus domesticus. Embryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (nach Werten von Schmalhausen, 1927).
(Hier ist anstelle des Darmwachstums nur das Wachstum des Magens berücksichtigt.)

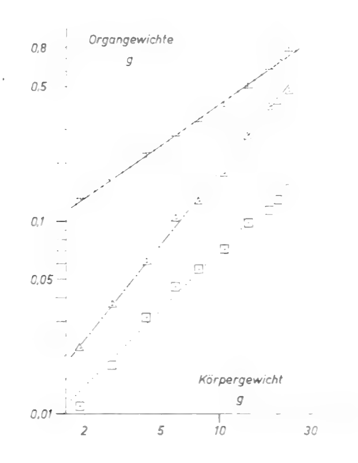


Abb. 6 d.

Gallus domesticus. Embryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (nach Werten von Duyff, 1939).

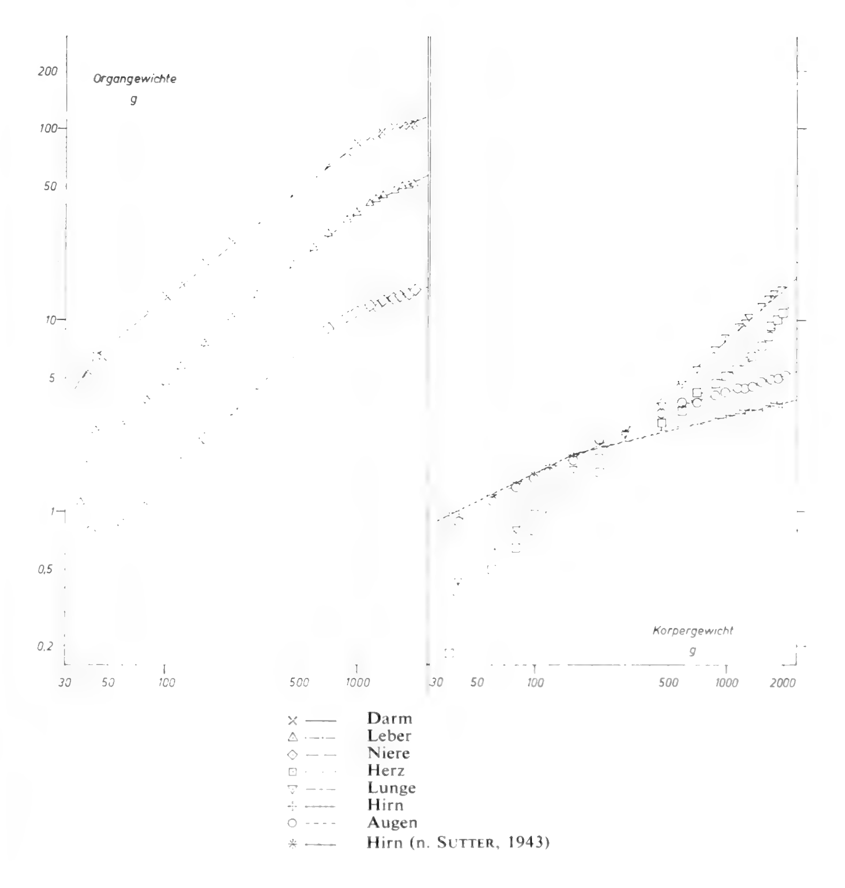


ABB. 7.

Gallus domesticus. Postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (nach Werten von LATIMER, 1924).

TABELLE 4.

Postembryonales Organwachstum des Haushuhns : Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren (Schlüpftag bis 280 Tage ; nach Werten von Latimer, 1924)

	Gesamt-gewicht	Darm-tract.	Leber	Niere	Herz	Lunge (+ Trachea)	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	53,6	37	46,5	70	52	33,6 (5.—280. Tg.)	3,57	6,36
Relative Verm. Fakt.	—	0,69	0,87	1,92	0,97	0,625	0,066	0,12

Gewichtszunahme. Herz und Lunge verlangsamen ihr Wachstum um den 70.—80. bzw. 100. Tag, wachsen dann aber noch gleichmässig weiter.

Das Wachstum des Gesamtkörpers wird vom 70. Tag an langsamer. Nach dem 200. Tag ist nur noch eine geringe Gewichtszunahme zu beobachten.

Im Gegensatz zu den übrigen Organen sind Hirn und Augen am Schlüpftag mit 28% bzw. 16% ihres Gewichtes vom 280. pe-Tag schon weit entwickelt. Die relativen Vermehrungsfaktoren beider Organe machen auch ihre geringe postembryonale Wachstumsleistung gegenüber derjenigen des Gesamtkörpers deutlich (Tab. 4).

Tabelle 5.

Das embryonale Organwachstum des Haushuhns als Funktion seines Körperwachstums Wachstumskonstanten α (graph. ermittelt)

a). nach eigenen Werten:

Darm		Leber		Niere	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—S	1,43	7—S	1,22	9—10 10—S	3,0 1,35

Herz		Lunge	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—S	1,07	7—10 10—14 16—S	2,38 1,06 1,1

Hirn		Augen	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—10 10—S	1,24 0,64	7—8 8—15 15—S	1,3 0,59 0,24

b). nach Werten von KAUFMAN *(1930) :*

Darm		Leber		Niere	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—21	1,58	7—9 9—21	1,7 1,24	7—11 11—21	1,75 1,2

Herz		Lunge	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—21	0,85	7—9 9—13 15—21	2,2 1,15 1,0

Hirn (n. Kaufman)		Hirn (n. Sutter, 1943)		1 Auge	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α		
7—9 9—17 17—21	0,97 0,71 0,45	8—12 12—18	0,88 0,7	7—9 9—13 13—21	1,18 0,41 0,22

c). Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum

1. Embryonale Periode:

Als Grundlage einer vergleichenden Prüfung dienten uns hier die Gewichtsangaben verschiedener Autoren (Abb. 6a—d; Tab. 5a—d).

Der Darmtractus zeigt gleichmässig positiv allometrisches Wachstum, während der Magen allein nach Werten von SCHMALHAUSEN (1927) vier sehr verschiedenartige Allometrieabschnitte aufweist. Die Leber wächst isometrisch oder schwach positiv allometrisch, was auch für die Niere in der zweiten Hälfte der Embryonalzeit gilt. — Das Herz zeigt nach unseren eigenen und den Werten von DUYFF (1939) etwa isometrisches und nach den Zahlen von KAUFMAN (1930) schwach negativ allometrisches Wachstum. Die Lunge wächst anfänglich stark positiv allometrisch und vom 9. bzw. 10. e-Tag an nahezu isometrisch (mit Ausnahme der Werte nach SCHMALHAUSEN) — Das Hirnwachstum verläuft in der zweiten Hälfte der Embryonalzeit negativ allometrisch, und auch bei den Augen

c). nach SCHMALHAUSEN *(1927) :*

Magen		Leber		Niere	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—14	1,66	7—13	1,33	9—14	1,91
14—16	1,12	13—21	1,0	14—21	1,03
16—18	2,75				
18—21	0,63				

Herz		Lunge	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—12	0,81	7—10	1,75
12—14	1,4	10—18	1,22
14—18	1,0	18—20	0,33
18—21	0,47		

Hirn		1 Auge	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
7—12	0,58	7—9	1,12
12—19	0,78	9—21	0,38
19—21	0,25		

d). nach DUYFF *(1939) :*

Leber		Herz		Hirn	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
9—18	1,25	9—18	1,0	9—18	0,7

wird das zunächst schwach positiv allometrische oder nahezu isometrische Wachstum nach dem 8./9. e-Tag überall von stark negativer Allometrie abgelöst.

2. Postembryonale Periode:

Nach den Werten von LATIMER (1924) (Abb. 7; Tab. 6) zeigen die drei Stoffwechselorgane einen Hauptabschnitt schwach negativ allometrischen oder

TABELLE 6.

Das postembryonale Organwachstum des Haushuhns als Funktion seines Körperwachstums Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

Nach Werten von LATIMER *(1924) :*

Verdauungstractus		Leber		Niere	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
2—7	1,45	2—7	5,1	5/6—13/14	0,25
7—110	0,8	13/14—60	0,96	13/14—70	1,0
110—220	0,38	60—120	0,81	70—110	0,64
		120—220	0,5	110—220	0,34

Herz		Lunge	
Wachst. 'abschn.	α	Wachst. 'abschn.	α
S—4	8,8	5/6—260	0,9
4—13/14	0,53		
13/14—70	0,88		
70—140	0,63		
140—260	1,34		

Hirn		Augen	
Wachst. 'abschn.	α	Wachst. 'abschn.	α
S—40	0,49	S—13/14	0,7
40—260	0,26	13/14—80	0,485
		80—260	0,3

isometrischen Wachstums und in der späteren Postembryonalzeit stark negative Allometrie. Das Herz geht hingegen um den 140. Tag von negativer zu positiver Allometrie über, und die Lunge wächst nahezu isometrisch. — Hirn und Augen wachsen ausschliesslich negativ allometrisch; schon vom 40. Tag an verläuft das Hirnwachstum im Vergleich zum Körperwachstum auffallend langsam.

d). Relative Organgewichte (Abb. 8 und 9)

Die niedrigen Relativgewichte von Herz, Lunge und Niere verändern sich während beider Entwicklungsperioden nur wenig. Der Darm fällt besonders durch die starke embryonale Zunahme seines relativen Gewichtes auf. Auch

postembryonal steigt das Relativgewicht des Verdauungstractus (nach LATIMER) beträchtlich an und erreicht am 6. Tag ein Maximum von 18,5%; etwa vom 8. bis 20. pe-Tag wird der Wert von 13—14% beibehalten. Die Leber zeigt um den 7. pe-Tag ein Maximum ihres Relativgewichtes (6,2%) und vom 15. bis 50. Tag einen Wert von 4,8%. — Das relative Hirngewicht sinkt von etwa 8% bzw. 11% am 7. e-Tag auf ca. 3% am Schlüpftag ab. Die Augen zeigen am Schlüpf-

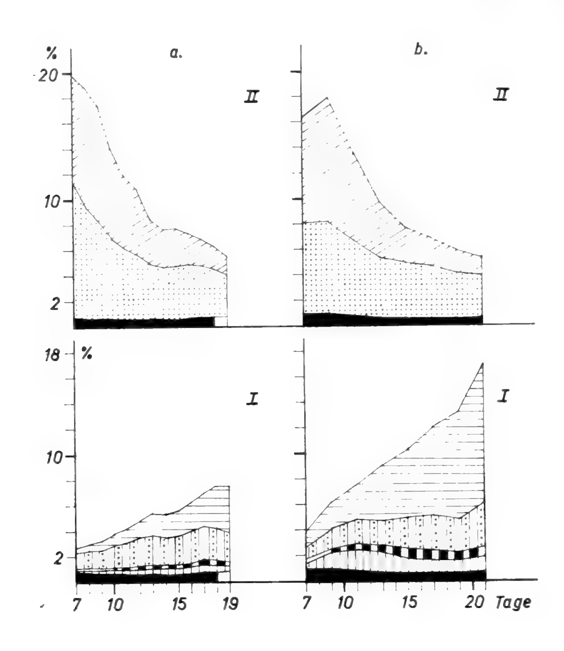


ABB. 8.

Gallus domesticus. Embryonale relative Organgewichte. a. Nach Werten von SCHMALHAUSEN, 1927; b. nach Werten von KAUFMAN, 1930. (In Abb. 8 a und b ist das Augenwachstum nur für 1 Auge, in Abb. 8 b anstelle des Darmwachstums nur das Wachstum des Magens berücksichtigt).

tag nur noch etwa 1/6 ihres Relativgewichtes vom 7. bzw. 9./10. e-Tag; postembryonal nimmt es von 2,3% auf 0,3% am 190. Tag ab.

e). Der Trockensubstanzgehalt einiger Organe (Abb. 10)

Nach den Untersuchungen von DUYFF (1939) steigt der Trockensubstanzgehalt der Leber zwischen dem 16. und 18. e-Tag besonders stark an und lässt dann bis zum 20. e-Tag und postembryonal nach 2 bzw. 5 Monaten kaum mehr Veränderungen erkennen. Das Herz zeigt vom 9. e-Tag an und auch postembryonal einen langsamen Anstieg seines Trockensubstanzgehaltes. Ähnlich verhält sich das Hirn, das aber bis zum 2. pe-Monat seine Trockensubstanz noch stärker vermehrt.

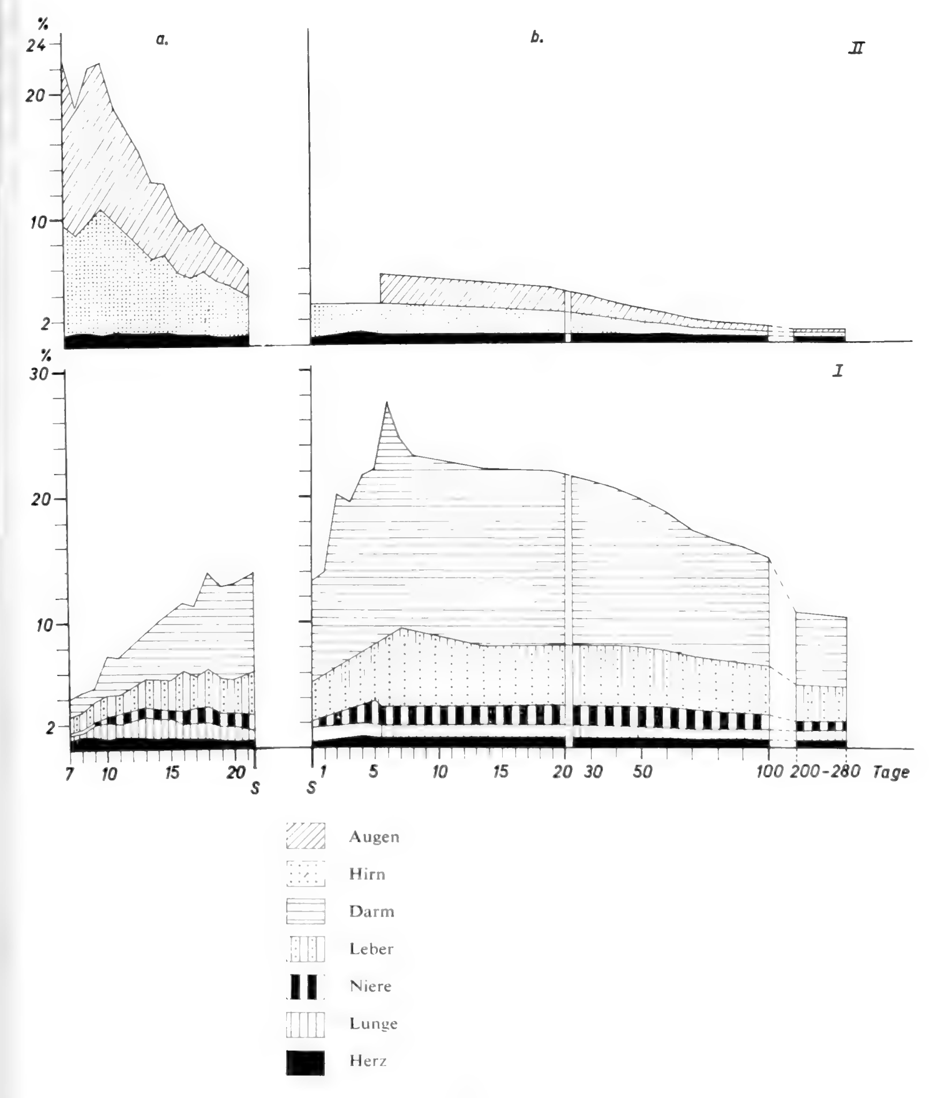


ABB. 9.

Gallus domesticus. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.
a. Nach eigenen Werten; b. nach Werten von LATIMER, 1924.

Der embryonale Trockensubstanzgehalt des Gesamtkörpers nimmt nach HAARDICK (1941) beim Hühnchen vom 13.—18. e-Tag von 8% auf 20% zu. Dann folgt ein Stillstand, bis kurz vor dem Schlüpfen der Prozentwert erneut ansteigt.

Das relative Trockengewicht des Integuments steigt nach unseren eigenen Beobachtungen bis zum 16. e-Tag auf 4,5% an und vermindert sich bis zum Schlüpftag wieder auf 3,2%.

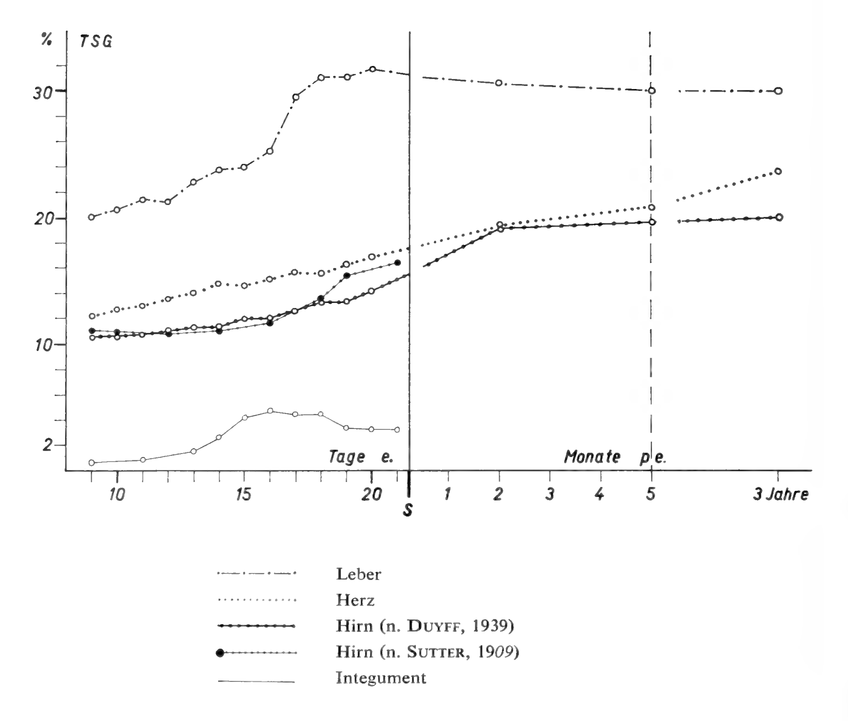


Abb. 10.

Gallus domesticus. Der embryonale und postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) einiger Organe (nach Duyff, 1939, und Sutter, 1943) und das embryonale relative Trockengewicht des Integuments (nach eigenen Werten).

II. DAS EMBRYONALE UND POSTEMBRYONALE ORGANWACHSTUM BEI NESTHOCKERN

A. Wellensittich *(Melopsittacus undulatus)*

Der Wellensittich (Brutzeit: 18 Tage; Nestlingszeit: 30—35 Tage) ist ein Vertreter einer hochentwickelten Vogelgruppe. Seine Jungen sind blinde Nesthocker mit reduziertem Dunenkleid, deren Verdauungssystem früh funktionsfähig ist (Joos 1941, 1952), während Zentralnervensystem und Sinnesorgane relativ spät ausgestaltet werden (Vermehrungsfaktor der Hemisphären: 19,4).

a). Das embryonale Wachstum (Abb. 11)

Die drei Stoffwechselorgane, vor allem die Niere, wachsen vom 15. e-Tag bis kurz vor dem Schlüpfmoment langsamer als in der früheren Embryonal-

zeit. Besonders auch das Herz zeigt diese Verlangsamung gegen den Schlüpftag hin. Dasselbe gilt für das Hirn, und die Augen stellen ihr Wachstum vom 16. e-Tag bis zum Schlüpftag sogar ein.

Auch der Gesamtkörper wächst vom 15. e-Tag an langsamer.

b). Das postembryonale Wachstum (Abb. 11)

Die Stoffwechselorgane wachsen bis zum 4. pe-Tag besonders rasch. Nach dem folgenden langsameren Wachstum erreichen Darm und Niere bereits am 10. Tag ihre ersten postembryonalen Höchstgewichte. Die Leber weist hingegen erst am 20. pe-Tag ein Höchstgewicht auf und nimmt bis zum 50. Tag wieder bedeutend an Gewicht ab. — Bei Herz und Lunge ist das Wachstum nach dem Schlüpftag zunächst stark beschleunigt und verlangsamt sich am 10. pe-Tag. Postembryonale Höchstgewichte erreichen beide Organe um den 50. Tag. — Auch Hirn und Augen gehen am Schlüpftag nach der spätembryonalen Verzögerung wieder zu einem rascheren Wachstum über, das bei den Augen schon am 5. pe-Tag wieder auffallend langsam wird. Am 25. Tag haben beide Organe ihre den Gewichten vom 120. Tag entsprechenden Werte erreicht bzw. leicht überschritten.

Das Wachstum des Gesamtkörpers verlangsamt sich nach dem 10. pe-Tag beträchtlich. Am 25. Tag wird hier ebenfalls der Gewichtswert vom 120. Tag erreicht.

TABELLE 7.

Postembryonales Organwachstum des Wellensittichs: Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren (Schlüpftag bis 120 Tage)

	Gesamtgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	24	10,6	20	8,75	30,5	19,3	9	4,1
Relative Verm. Fakt.	—	0,44	0,83	0,36	1,27	0,8	0,37	0,17

Im Verlauf von 120 Tagen hat das Herz von allen Organen relativ die grösste Menge an Substanz aufzubauen. Die Augen sind mit 25% ihres Adultgewichtes am Schlüpftag am weitesten fortgeschritten.

c). Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum (Abb. 12, Tab. 8)

Die Stoffwechselorgane zeigen embryonal durchwegs positive Allometrie, die sich auch postembryonal zunächst noch fortsetzt. Um den 3. bzw. 4. pe-Tag beginnen alle drei Organe negativ allometrisch zu wachsen. — Das Herz geht am

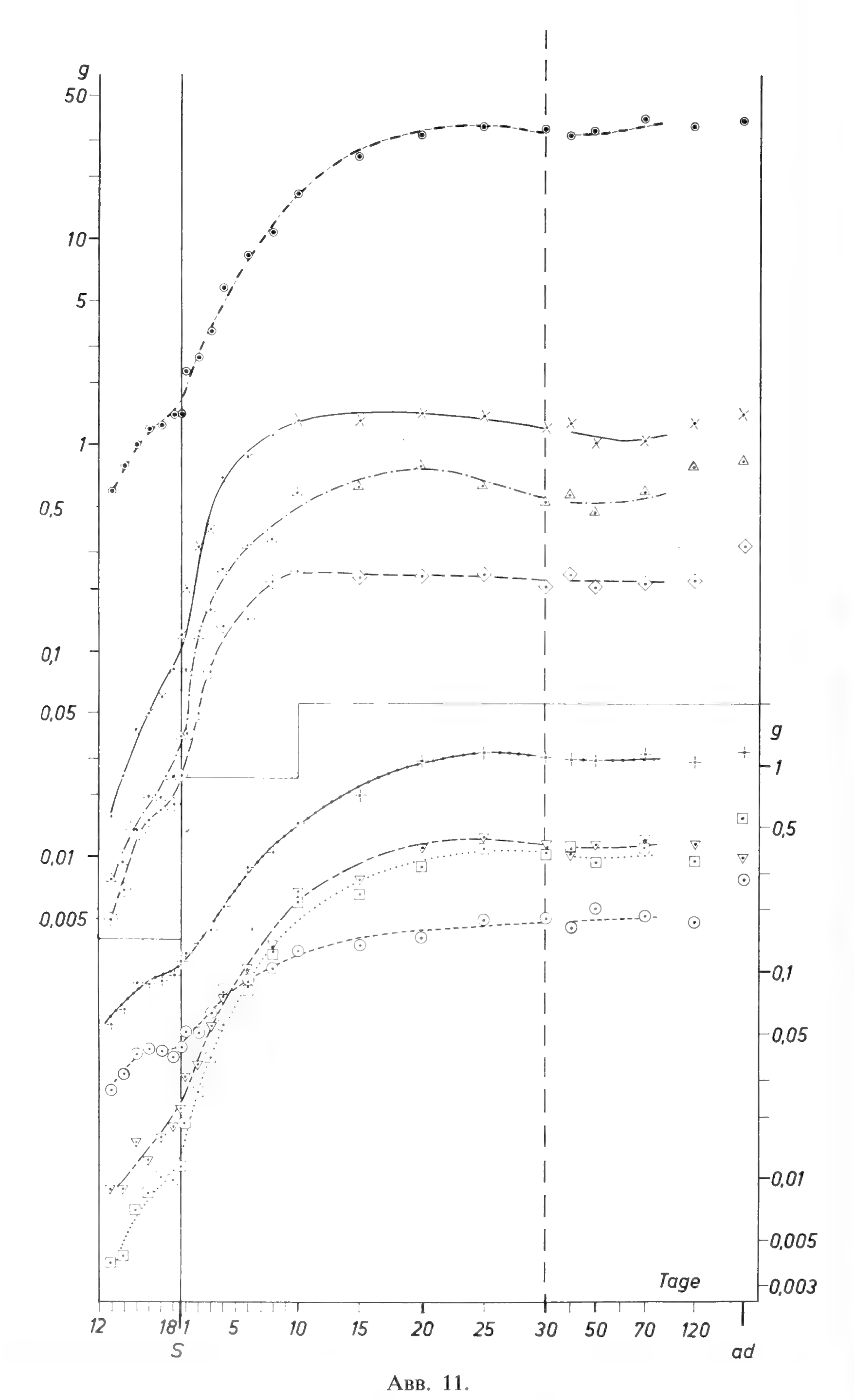


ABB. 11.

Melopsittacus undulatus. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum (Zeichenerklärung s. Abb. 12).

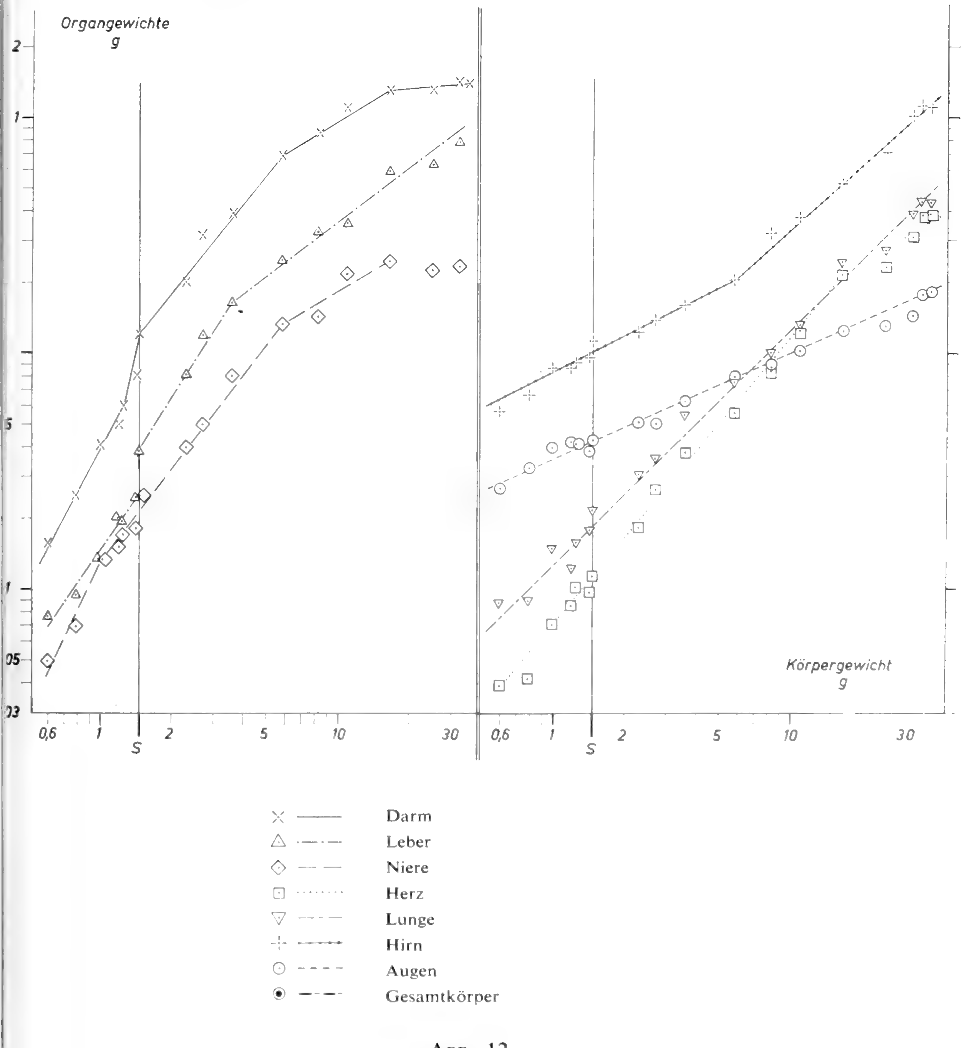


ABB. 12.

Melopsittacus undulatus. Embryonales und postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums.

10. pe-Tag von schwach positiver zu negativer Allometrie über. Abgesehen von den täglichen Schwankungen, verläuft das Lungenwachstum embryonal und postembryonal bis zum 25. Tag im ganzen etwa isometrisch. — Das Hirn wächst bedeutend langsamer als der Körper und vom 4. pe-Tag an nahezu isometrisch. Die Augen zeigen hingegen immer stark negative Allometrie.

TABELLE 8.

Das embryonale und postembryonale Organwachstum des Wellensittichs als Funktion seines Körperwachstums Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

Darm		Leber		Niere	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
13—17 e	1,85	13—18 e	1,45	13—15 e	2,1
17 e—S	4,62	S—3 pe	1,6	15 e—4 pe	1,31
S—4 pe	1,24	3—20 pe	0,75	4 pe—10 pe	0,59
4—10 pe	0,6				

Herz		Lunge	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
13 e—10 pe	1,2	13 e—25 pe	1,0
10—25 pe	0,6		

Hirn		Augen	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
13 e—4 pe	0,52	13 e—25 pe	0,46
4—25 pe	0,92		

d). Relative Organgewichte (Abb. 13)

Der Darm weist besonders in der frühen Postembryonalzeit einen hohen Anteil am Gesamtgewicht auf (Höchstwert: 11,9%) und vermindert sein Relativgewicht bis zum 25. pe-Tag wieder auf 3,9%. Das relative Lebergewicht erreicht am 3. pe-Tag ein Maximum von 4,6%, wie auch das relative Nierengewicht am 4. pe-Tag einen Höchstwert von 2,3% zeigt. Die Werte für Herz und Lunge schwanken nur zwischen 0,5% und 1,5%. — Hirn und Augen weisen zu Beginn der beobachteten Embryonalperiode ihre höchsten Relativgewichte (9,4% bzw 4.4%) auf, die bis zum 10. pe-Tag beim Hirn auf 3,2% und bis zum 15. pe-Tag bei den Augen auf 0,5% absinken.

e). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der beobachteten Embryonal- und der frühen Postembryonalzeit (Abb. 14)

Der Darm vermindert seine Trockensubstanz auf den Schlüpftag hin besonders deutlich; postembryonal vermehrt sie sich zwischen dem 3. und

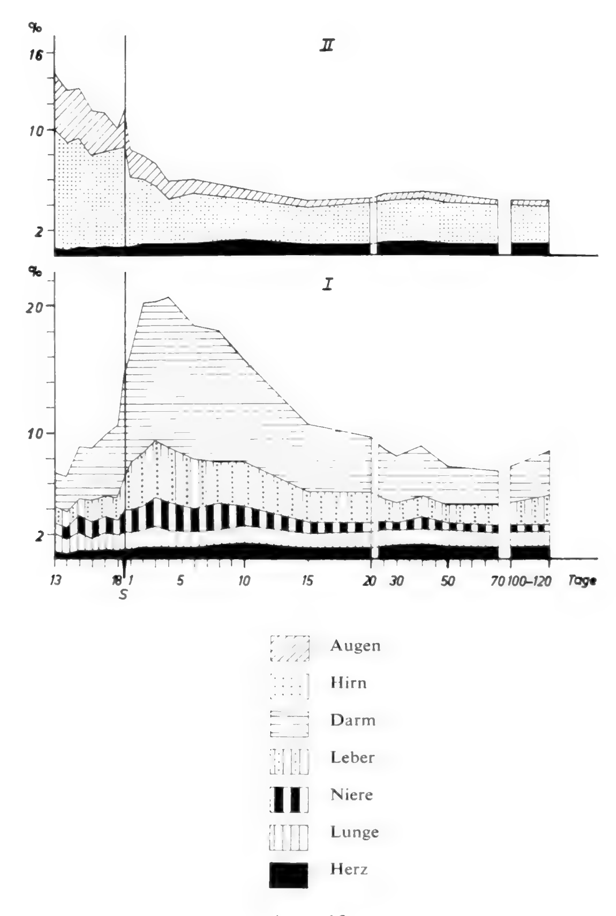


Abb. 13.
Melopsittacus undulatus. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.

8. Tag beträchtlich. Nach vorhergehender Abnahme steigt der Trockensubstanzgehalt von Leber und Niere zwischen dem letzten e-Tag und dem 2. pe-Tag wieder an, und nach einigen Schwankungen weisen beide Organe am 10. pe-Tag erneut etwa die Werte vom 2. Tag auf. — Herz und Lunge vermehren ihren Trockensubstanzgehalt auf den Schlüpftag hin stark. Bis zum 8. pe-Tag steigt er bei der Lunge noch um 7% an. — Die Trockensubstanz von Hirn und Augen verändert sich vom 13. e-Tag bis zum 10. pe-Tag nur wenig. — Allen Organen

ist gemeinsam, dass der Trockensubstanzgehalt nach vorhergehender Verminderung am 3. (bzw. bei den Augen am 4.) pe-Tag wieder anzusteigen beginnt.

Das relative Trockengewicht des Integuments bleibt vom 13. e-Tag an etwa konstant, und zwischen dem 3. und 6. pe-Tag nimmt es nur um 1,5% zu·

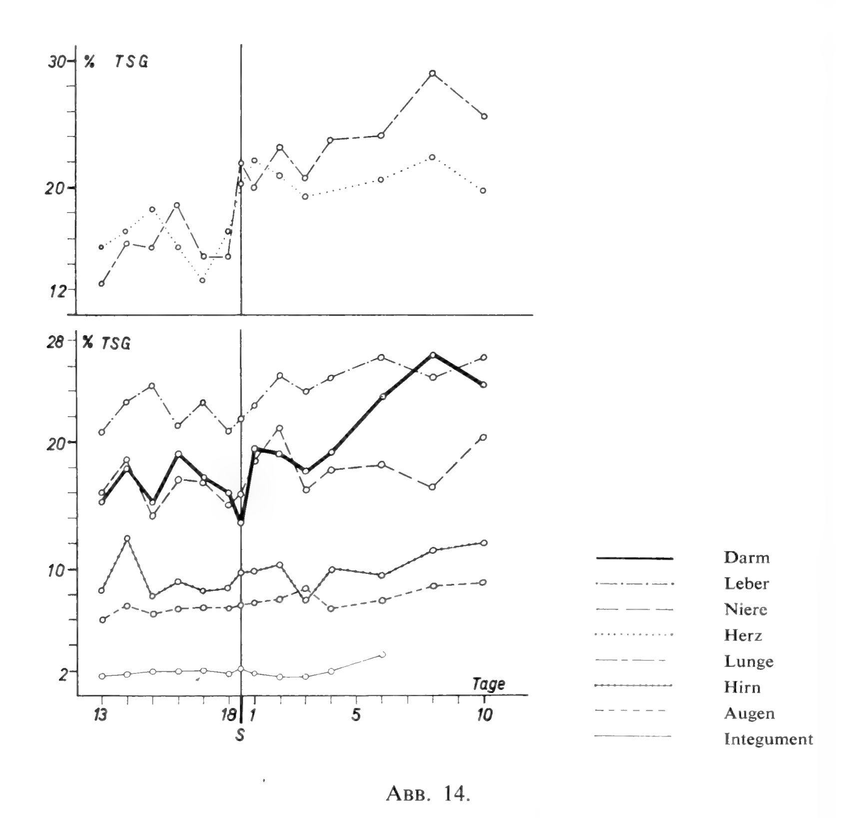


Abb. 14.

Melopsittacus undulatus. Der spät embryonale und früh postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments.

B. Alpensegler *(Apus melba)*

Der Alpensegler, ein Nesthocker mit der verhältnismässig langen Brutzeit von 20 Tagen, ist hinsichtlich seiner Ontogenese demselben evoluierten Typus wie der Wellensittich zuzuordnen (Portmann, 1935); jedoch weist er auch, wie Kocher (1948) feststellt, Merkmale rangniedriger Entwicklungstypen auf. Mit einem Hemisphären-Index von 3,67 (Portmann, 1947) nähert er sich dem niedrigen Cerebralisationsgrad der Hühnervögel. — Wir werden später noch auf die Bedeutung von *Apus* als Beispiel für die evolutive Präzedenz des Ontogenesetypus gegenüber der Cerebralisation zurückkommen.

a). *Das embryonale Wachstum* (Abb. 15)

Die Stoffwechselorgane zeigen vom 11. e-Tag bis zum Schlüpftag ein ziemlich gleichmässiges, rasches Wachstum, das bei allen drei Organen ähnlich verläuft. — Ebenfalls gleichmässig, aber wesentlich langsamer wachsen Herz und Lunge vom 14./15. Tag an. — Das Hirn, dessen Gewicht am 11. e-Tag die Gewichte aller anderen Organe weit übertrifft, und die Augen verlangsamen ihr Wachstum vom 16. Tag an.

Der Gesamtkörper wächst embryonal ähnlich rasch wie die Stoffwechselorgane.

b). *Das postembryonale Wachstum* (Abb. 15)

Die Postembryonalstadien wählten wir in Anlehnung an die bereits früher von Portmann beim Alpensegler durchgeführten Gewichtsanalysen (veröffentlicht bei Arn, 1945), so dass auch diese Einzelwerte bei der Berechnung unserer Mittelwerte miteinbezogen werden konnten.

Bei allen drei Stoffwechselorganen nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit vom 5. pe-Tag an immer mehr ab. Am 26. Tag zeigen sie postembryonale Übergewichte. — Herz und Lunge verlangsamen ihr Wachstum vom 5. bzw. 8. pe-Tag an. Sie erreichen um den 26. Tag postembryonale Höchstgewichte. — Beim Hirn wird das Wachstum vom 5. pe-Tag an langsamer, bei den Augen bereits am Schlüpftag. Bei den Organen fehlen postembryonale Über- bzw. Höchstgewichte. —

Der Gesamtkörper erhöht um den 33. Tag sein Gewicht etwas über den späteren Adultwert hinaus.

Tabelle 9.

Postembryonales Organwachstum des Alpenseglers: Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren (Schlüpftag bis Adultzustand)

	Gesamtgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	20,38	11,7	19,4	14,6	30,6	17,2	8,94	8,4
Relative Verm. Fakt.	—	0,57	0,95	0,72	1,5	0,84	0,44	0,41

Die verschiedenen Organe zeigen auffallend ähnliche Verhältnisse wie beim Wellensittich, mit Ausnahme von Niere und Augen, die beim Alpensegler am Schlüpftag in bezug auf ihr späteres Adultgewicht weniger weit fortgeschritten sind.

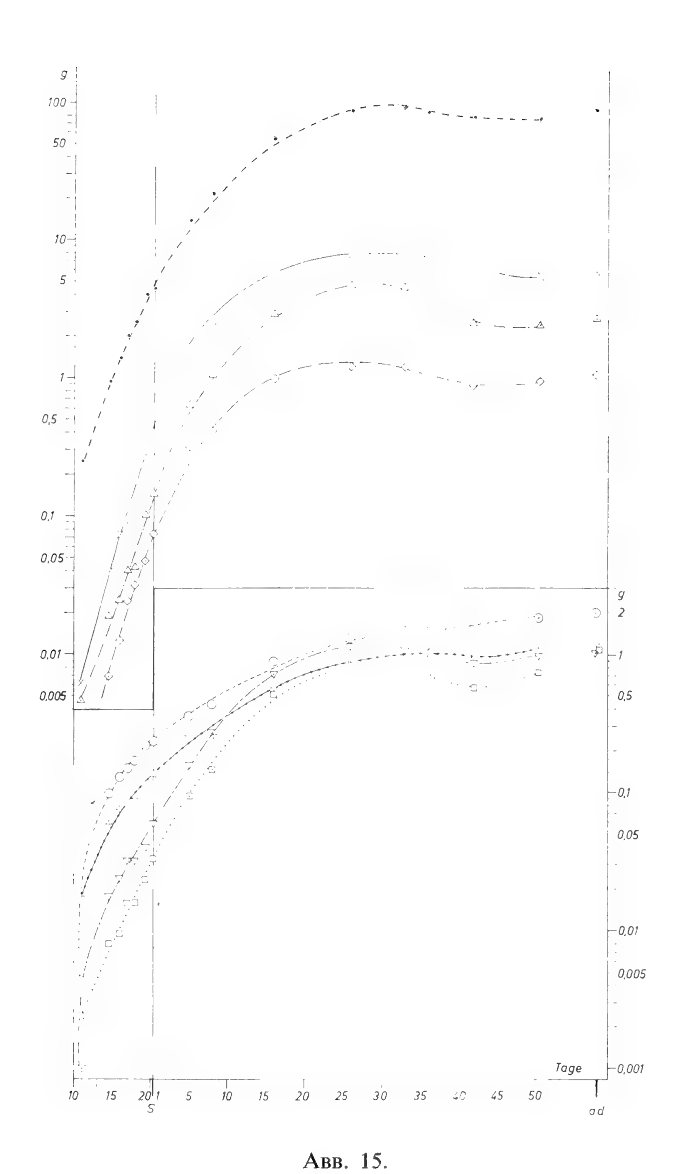


ABB. 15.

Apus melba. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum (Zeichenerklärung s. Abb. 16).

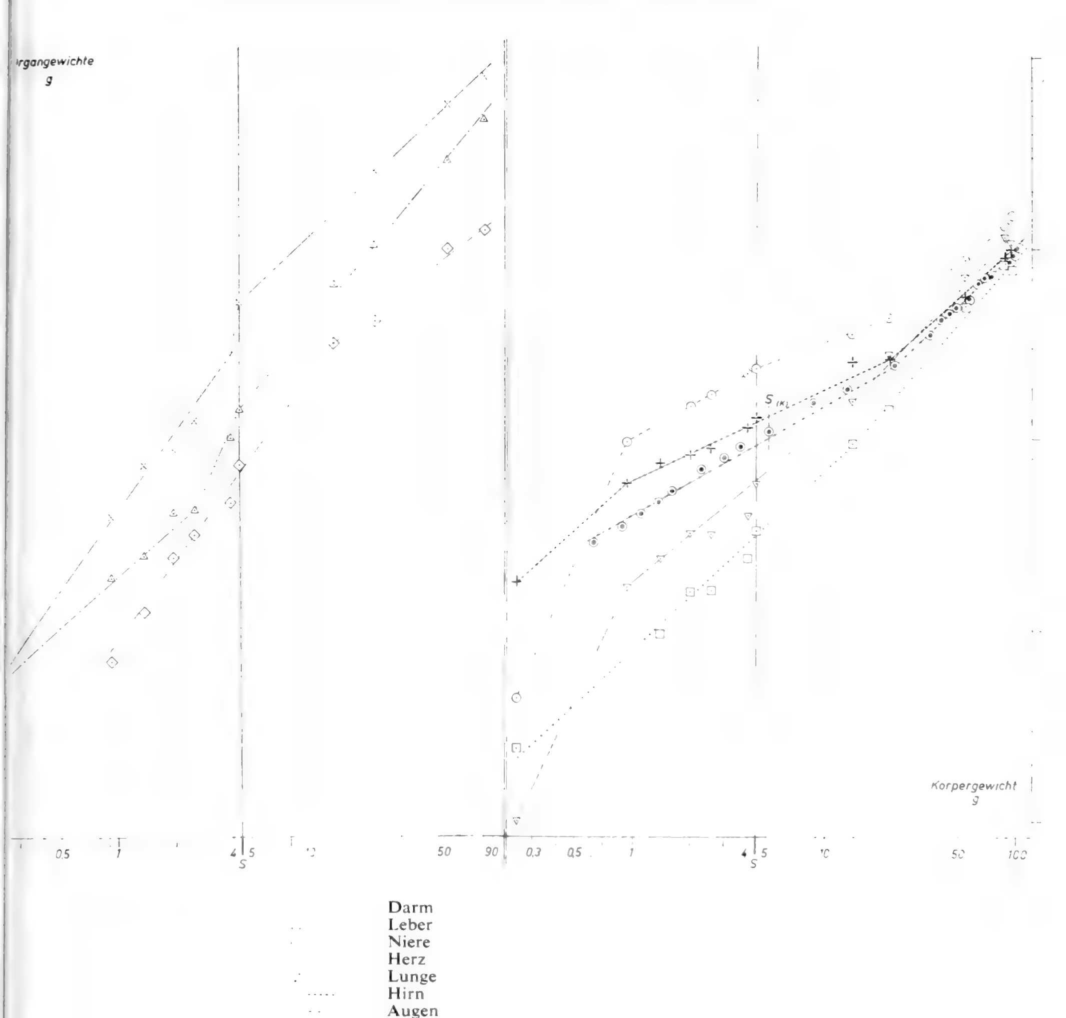


ABB. 16.

Apus melba. Embryonales und postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums.

c). Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum (Tab. 10; Abb. 16)

Darm und Niere weisen vom 11. bzw. 14./15. e-Tag an übereinstimmende Wachstumskonstanten (1,3) auf und gehen nach dem Schlüpftag bzw. dem 5. pe-Tag zu schwach negativ allometrischem Wachstum über. Die Leber zeigt hingegen bis zum 18. e-Tag schwach negative Allometrie und wächst vom Schlüpftag an schwach positiv allometrisch. — Herz und Lunge nähern sich sowohl embryonal (vom 11. bzw. 14./15. Tag an) wie postembryonal dem isometrischen Wachstum.

— Hirn und Augen wachsen vom 14./15. e-Tag an stark und vom 8. pe-Tag an schwächer negativ allometrisch.

TABELLE 10.

Das embryonale und postembryonale Organwachstum des Alpenseglers als Funktion seines Körperwachstums Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

Darm		Leber		Niere	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11—19/20 e	1,32	11—18 e	0,88	14/15 e—5 pe	1,36
S—26 pe	0,935	18 e—S	2,2	5—26 pe	0,765
		S—26 pe	1,2		

Herz		Lunge	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11 e—5 pe	0,91	11—14/15 e	2,06
5—26 pe	1,14	14/15 e—5 pe	0,8
		5—26 pe	1,03

Hirn		Augen	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11—14/15 e	0,9	11—14/15 e	2,3
14/15 e—8 pe	0,45	14/15 e—S	0,53
8—33 pe	0,87	S—8 pe	0,37
		8—33 pe	0,75

Nach den Werten von KOCHER (1948) verläuft das Hirnwachstum als Funktion des Körperwachstums ähnlich wie nach unseren Ergebnissen. Bei unserer vereinfachten graphischen Darstellung wurden die leichten Schwankungen während grösserer Wachstumsabschnitte des Hirns nicht berücksichtigt; KOCHER fand hingegen aufgrund seiner genau konstruierten Allometriekurve für das embryonale Wachstum des Alpenseglerhirns vom 12. Tag an einen dreifachen Wechsel der Wachstumskonstanten (0,56—0,75).

d). Relative Organgewichte (Abb. 17)

Das relative Darmgewicht steigt um den Schlüpfmoment auf 11,7% an und vermindert sich während der ersten Postembryonalwochen nur wenig. Das

relative Lebergewicht nimmt hingegen erst postembryonal langsam zu (Höchstwert am 26. Tag: 5,4%). Die Niere weist am 5. pe-Tag ein Maximum von 2,32% auf. — Die niedrigen Relativgewichte von Herz und Lunge zeigen wenig Ver-

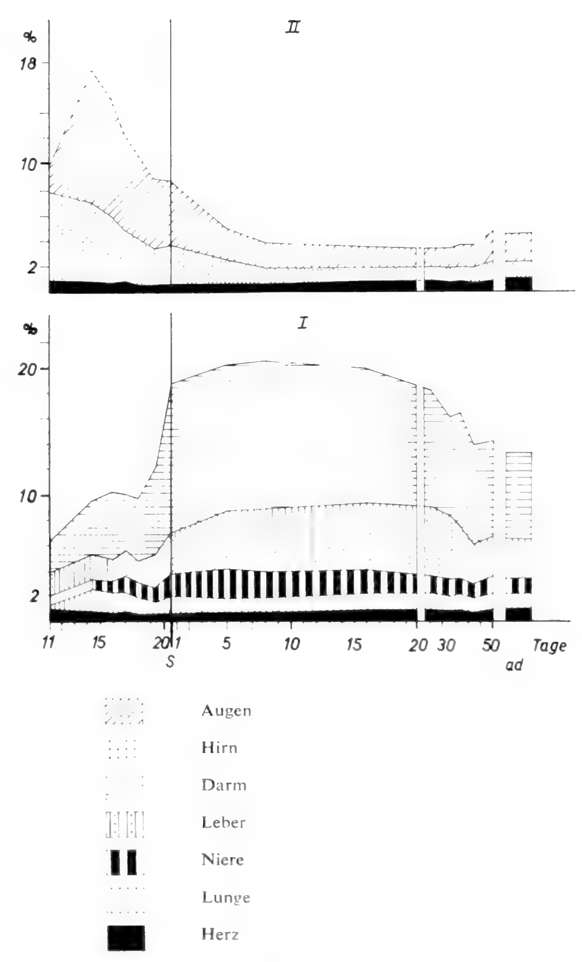


Abb. 17.

Apus melba. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.

änderungen. — Die Relativgewichte von Hirn und Augen sinken von 7% am 11. e-Tag bzw. 10,3% am 14./15. e-Tag auf 1% bzw. 1,6% am 25. pe-Tag ab.

e). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der beobachteten Embryonal- und der frühen Postembryonalzeit (Abb. 18)

Der Trockensubstanzgehalt aller drei Stoffwechselorgane nimmt bis zum 17. e-Tag zu. Er verändert sich anschliessend bei Darm und Niere bis zum

Schlüpftag nur wenig und nimmt postembryonal erneut beträchtlich zu, während er bei der Leber in der späten Embryonalzeit und in den ersten 5 pe-Tagen abnimmt. Herz und Lunge vermehren in der beobachteten Zeit ihre Trockensubstanz leicht schwankend um 9% bzw. 10,5%. Bei Hirn und Augen zeigt sich eine entsprechende Zunahme um 2,7% bzw. 2,4%.

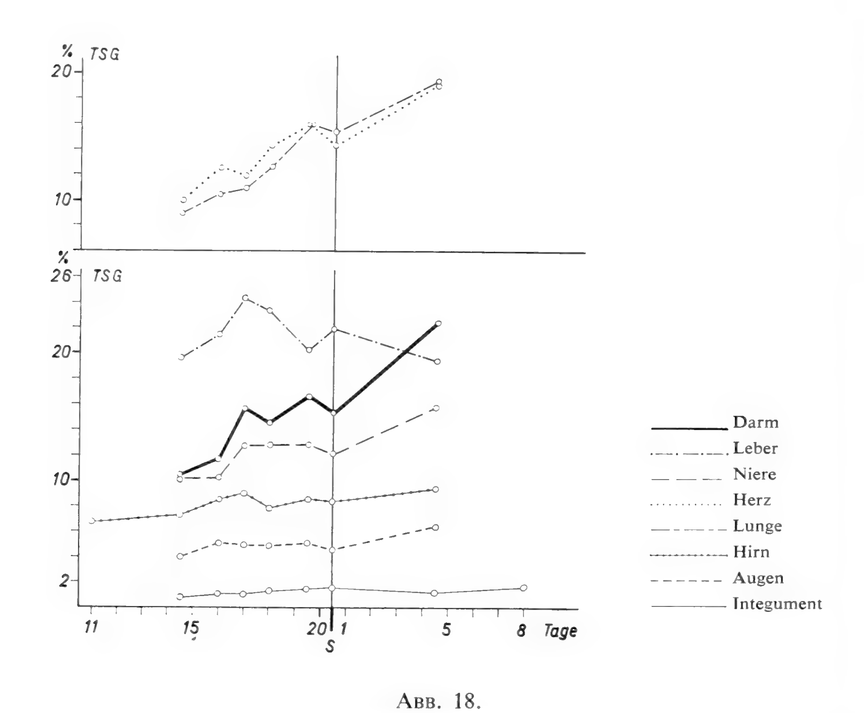


ABB. 18.

Apus melba. Der spät embryonale und früh postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments.

Das relative Trockengewicht des Integuments vermehrt sich vom 14./15. e-Tag bis zum 8. pe-Tag nur um 0,9%.

C. HAUSTAUBE *(Columba domestica)*

Wie die Segler sind auch die Tauben Nesthocker, die mit einem Hemisphären-Index von 4,0 (nach PORTMANN, 1947) auf einer niedrigen Cerebralisationsstufe stehen. Für unsere vergleichenden Untersuchungen wählten wir die Haustaube (Brutzeit: 17 Tage; Nestlingszeit: ca. 3 Wochen). Wie SUTTER (1943) betont, fallen hier Domestikationseinflüsse nicht ins Gewicht, sondern der Vergleich mit den Wildformen zeigt ein gruppentypisches Verhalten der Haustaube hinsichtlich Wachstum und Adultorganisation.

). Das embryonale Wachstum (Abb. 19)

Die Stoffwechselorgane wachsen vom 11. e-Tag bis zum Schlüpftag ehr rasch und untereinander ähnlich. — Das Herz beschleunigt sein embryonales Vachstum vom 15. Tag an; die Lunge wächst vom 12. e-Tag an etwa gleichnässig rasch. — Bei der Taube weisen die Augen vom 11. bis zum 16. e-Tag on allen Organen das höchste Gewicht auf. Am 14. e-Tag verlangsamt sich ihr Vachstum bereits etwas. Das Hirn wächst hingegen mit gleichmässiger mittlerer Geschwindigkeit bis zum Schlüpftag weiter.

Der Gesamtkörper wächst wie das Herz vom 15. e-Tag an etwas rascher.

)). Das postembryonale Wachstum (Abb. 19)

Die Stoffwechselorgane setzen ihre embryonale Wachstumsgeschwindigkeit bis zum 3. pe-Tag fort und beginnen dann langsamer zu wachsen. Am 20. pe-Tag erreichen alle drei Organ postembryonale Übergewichte. — Auch Herz und Lunge wachsen vom 3. pe-Tag an langsamer. Die Lunge erreicht mit 40 Tagen den ihrem Adultgewicht entsprechenden Wert. — Hirn und Augen verlangsamen ihr bisheriges embryonales Wachstum schon nach dem 2. pe-Tag deutlich und nach dem 5. Tag noch stärker. Am 65. Tag werden die den Adultgewichten entsprechenden Werte erreicht.

Der Gesamtkörper beginnt am 4. pe-Tag langsamer zu wachsen. Am 20. Tag beträgt das Durchschnittsgewicht bereits 84% des Adultgewichtes, das aber erst nach 5—6 Monaten erreicht wird.

TABELLE 11.

Postembryonales Organwachstum der Haustaube: Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren (Schlüpftag bis Adultzustand)

	Gesamtgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	23,5 (30,4)*	13,8	16,6	7,25	33,7	20,7	6,15 (6,4)*	3,82
Relative Verm. Fakt.	—	0,58	0,706	0,308	1,43	0,88	0,26	0,162

* nach SUTTER (1943)

Auch bei der Taube weist das Herz den grössten Vermehrungsfaktor auf. Für das Hirn liegt er jedoch tiefer als der bei Wellensittich und Alpensegler festgestellte gemeinsame Wert (9).

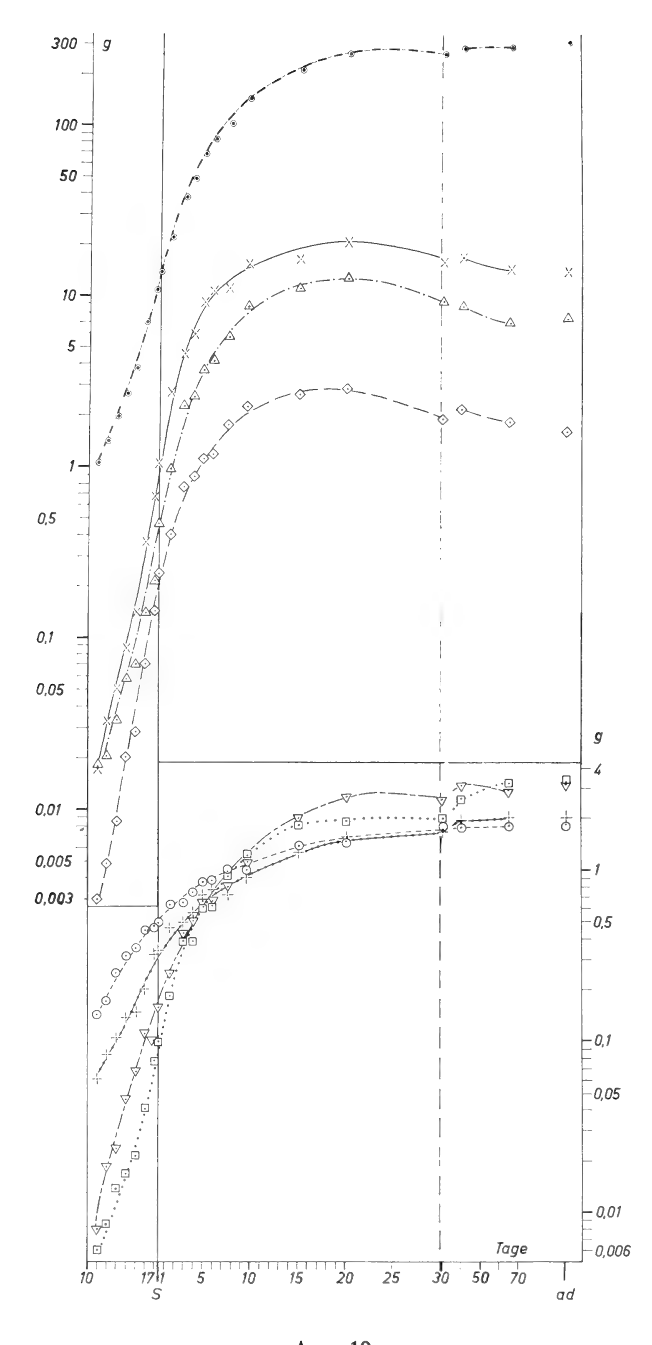


ABB. 19.

Columba domestica. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum (Zeichenerklärung s. Abb. 20).

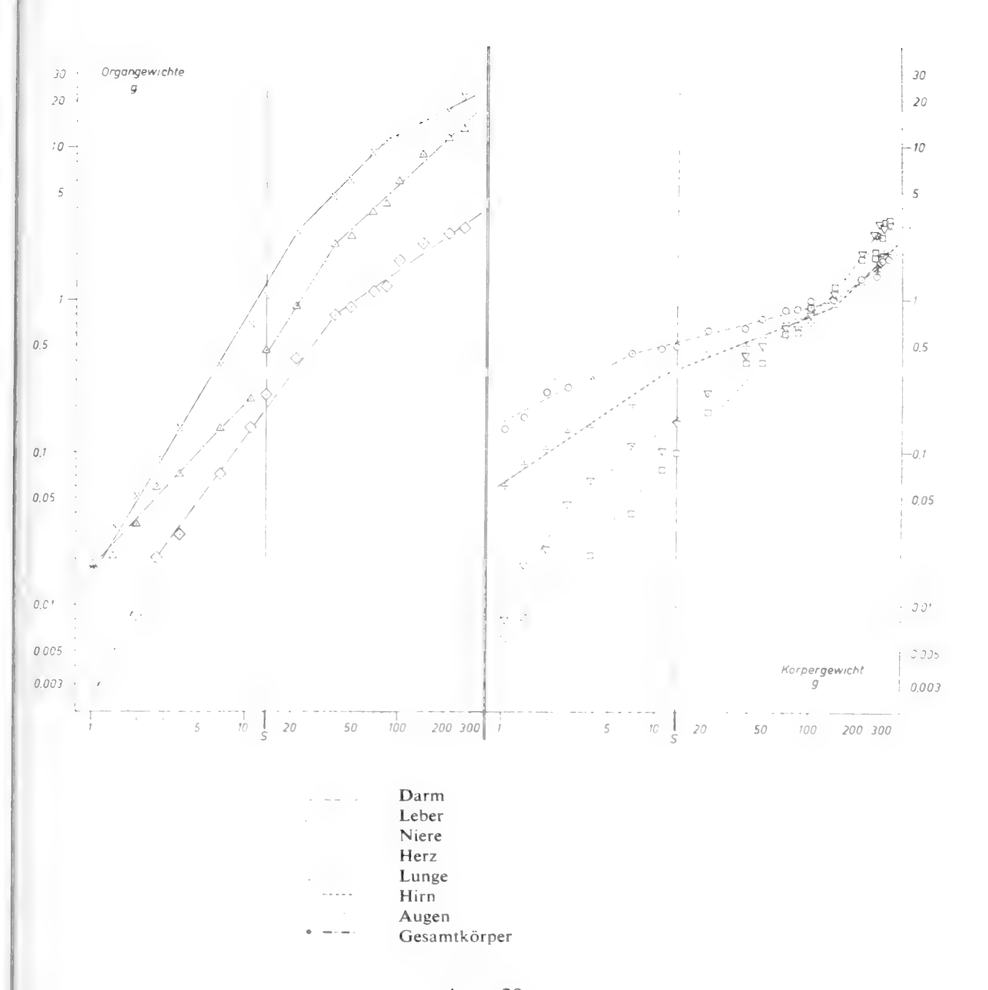


Abb. 20.

Columba domestica. Embryonales und postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums.

c). *Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum* (Abb. 20; Tab. 12)

Das Wachstum von Darm und Niere gliedert sich in drei Allometrieabschnitte mit sukzessive abnehmenden Wachstumskonstanten. Die Leber wächst, abgesehen von einem früh postembryonalen positiv allometrischen Abschnitt, annähernd isometrisch. — Die Lunge geht am 9./10. pe-Tag von schwach negativer wieder zu positiver Allometrie über; für das Herz kann hingegen während der ganzen

Beobachtungszeit etwa isometrisches Wachstum angenommen werden. — Hirn und Augen zeigen vom 11. e-Tag an mehr oder weniger stark negative Allometrie und gehen am 9./10. pe-Tag zu isometrischem bzw. schwach negativ allometrischem Wachstum über.

TABELLE 12.

Das embryonale und postembryonale Organwachstum der Haustaube als Funktion ihres Körperwachstums Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

Darm		Leber		Niere	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11 e—1/2 pe 1/2—6 pe 6—20 pe	1,67 1,0 0,5	11—17 e S—3 pe 3—20 pc	1,07 1,57 0,92	11—14 e 14 e—3 pe 3 —20 pe	2,2 1,37 0,66
Herz		**Lunge**			
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α		
11 e—ad	1,1	11 e—14 e 14 e—9/10 pe 9/10 pe—ad	1,67 0,8 1,45		
Hirn		**Augen**			
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α		
11—17 e 17 e—9/10 pe 9/10 pe—ad	0,69 0,39 1,0	11—16 e 16 e—9/10 pe 9/10 pe—ad	0,53 0,27 0,75		

d). Relative Organgewichte (Abb. 21)

Das relative Darmgewicht vergrössert sich vom 11. e-Tag an rasch (Maximum am 5. pe-Tag: 13,3%). Das relative Lebergewicht behält in den ersten Postembryonaltagen etwa 6% bei und sinkt später wieder auf 2,4% ab. Bei der Niere findet sich ein Höchstwert von ca. 2% am 3. pe-Tag und ein Adultwert von 0,5%. Herz und Lunge zeigen nur wenig Veränderungen. — Hirn und Augen weisen zu Beginn der embryonalen Beobachtungsperiode mit 5,7% bzw. 13,3%

ihre höchsten Werte auf, die schon bis zum Schlüpftag beträchtlich absinken. Bereits am 9./10. pe-Tag erreichen beide Organe ihre tiefsten Werte von ca. 0,6%.

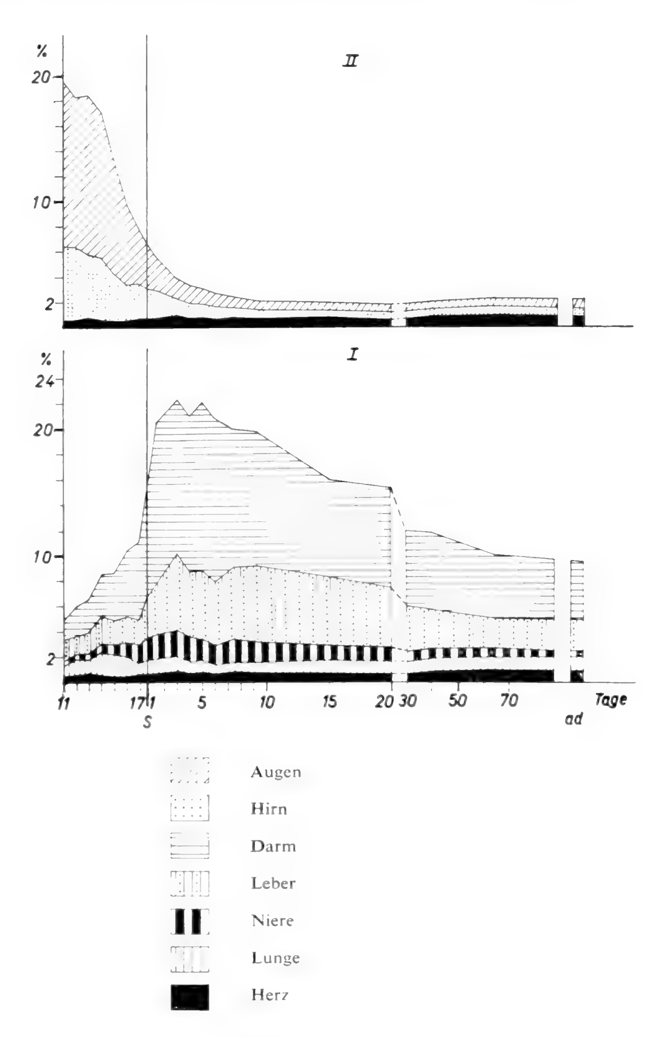


Abb. 21.
Columba domestica. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.

e). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der beobachteten Embryonal- und der frühen Postembryonalzeit (Abb. 22)

Der Trockensubstanzgehalt von Darm und Leber steigt nach dem 12. bzw. 13. e-Tag ständig an und vermehrt sich auch postembryonal beim Darm noch um einige Prozent. Die Trockensubstanz der Niere nimmt um den Schlüpftag etwas ab, dann bis zum 4. pe-Tag wieder um 7% zu. Das Herz vermehrt seinen

Trockensubstanzgehalt schwankend bis zum 4. pe-Tag um ca. 9%; bei der Lunge steigt er auf den Schlüpftag hin besonders stark an. — Die Werte für Hirn (9—10%) und Augen (4—5%) verändern sich nach dem 13. e-Tag nur noch wenig.

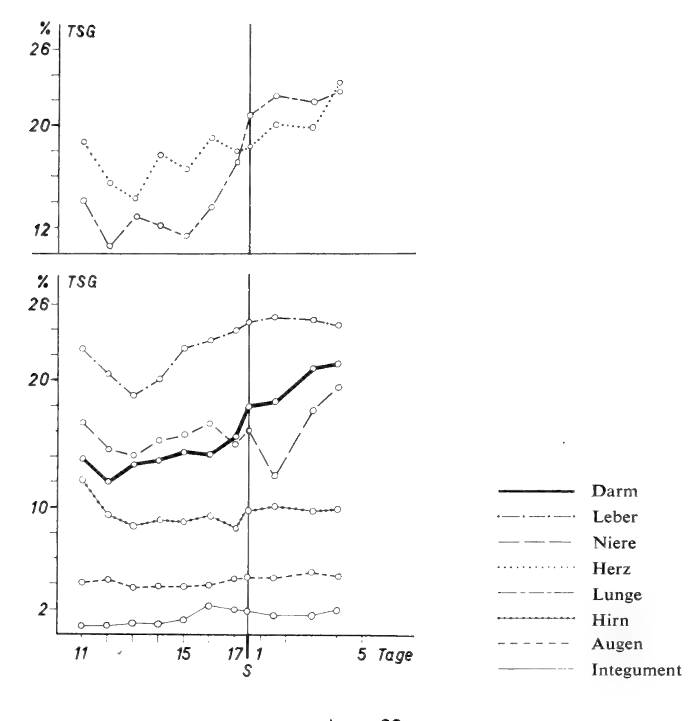


Abb. 22.

Columba domestica. Der spät embryonale und früh postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments.

Allen Organen mit Ausnahme der Augen ist ein deutliches Absinken ihres embryonalen Trockensubstanzgehaltes auf den 12. oder 13. Tag hin gemeinsam.

Das relative Trockengewicht des Integuments steigt vom 11. bis 16. e-Tag von 0,68% auf 2,42% an und schwankt nach dem Schlüpftag noch zwischen 1,65% und 2%.

D. Amsel *(Turdus merula)*

Die Amsel zeigt eine ausgeprägte Nesthockerentwicklung mit einer Brutzeit von 14 Tagen und einer Nestlingszeit von 13—14 Tagen. Der postembryonael Vermehrungsfaktor für die Hemisphären von 13,98 (Portmann, 1947) weist auf die relativ späte Ausgestaltung des Zentralnervensystems hin.

a). Das embryonale Wachstum (Abb. 23)

Darm und Leber wachsen im letzten Embryonalabschnitt (13.—14. Tag) etwa gleichmässig schnell, während die Niere vom 12. e-Tag an ihr Wachstum etwas verlangsamt. — Die Lunge fällt im Vergleich zum Herzen durch ein langsameres Wachstum vom 11.—13. e-Tag auf. — Hirn und Augen vermindern ihre spätembryonale Wachstumsgeschwindigkeit auf den Schlüpftag hin deutlich.

Der Gesamtkörper beginnt ebenfalls um den 12. e-Tag etwas langsamer zu wachsen.

b). Das postembryonale Wachstum (Abb. 23)

Nach dem Schlüpfmoment nehmen alle drei Stoffwechselorgane stark an Gewicht zu; vom 3. pe-Tag an verlangsamt sich das Wachstum besonders bei Darm und Niere. Postembryonale Höchstgewichte treten bei der jungen Amsel auffallend früh auf (Darm: 8. Tag; Leber und Niere: 10. Tag). Hierbei erreicht nur die Niere ein eigentliches postembryonales Übergewicht, d.h. einen das Adultgewicht des Organs übertreffenden Wert. In der Zeit zwischen dem 10. und 20. pe-Tag, in die auch das Ende des Nestaufenthaltes fällt, nehmen alle drei Organe wieder an Gewicht ab, am auffallendsten die Leber. — Herz und Lunge erreichen ebenfalls am 8. bzw. 10. pe-Tag Höchstgewichte. Nach anschliessender Abnahme und erneutem Wachstum nähert sich das Gewicht der Lunge mit 20 Tagen schon stark dem endgültigen Adultwert, während das Herz noch bis zum 100. Tag langsam weiterwächst. — Bei Hirn und Augen fehlt die für alle übrigen Organe typische Einbuchtung der postembryonalen Wachstumskurven. Am 8. bzw. 6. pe-Tag beginnen beide Organe langsamer zu wachsen, und am 20. bzw. 30. Tag erreichen sie bereits den Adultwerten entsprechende Gewichte.

Der Gesamtkörper weist im Gegensatz zu den meisten Organen kein postembryonales Höchstgewicht auf, sondern wächst nach seiner raschen früh postembryonalen Gewichtszunahme vom 8. Tag an langsam und gleichmässig weiter.

TABELLE 13.

Postembryonales Organwachstum der Amsel: Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren (Schlüpftag bis Adultzustand)

	Gesamtgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	19	18,9	24,3	13,9	14,5	13.85	8,87	4,85
Relative Verm. Fakt.		0,95	1,28	0,73	0,76	0,73	0,47	0,254

Der Vermehrungsfaktor für das Herz (Tab. 13) ist bei der Amsel wesentlich kleiner als bei den bisher behandelten Nesthockerarten. Hingegen stimmt der für das Hirn berechnete Wert von ca. 9 mit den entsprechenden Zahlen bei Wellensittich und Alpensegler überein.

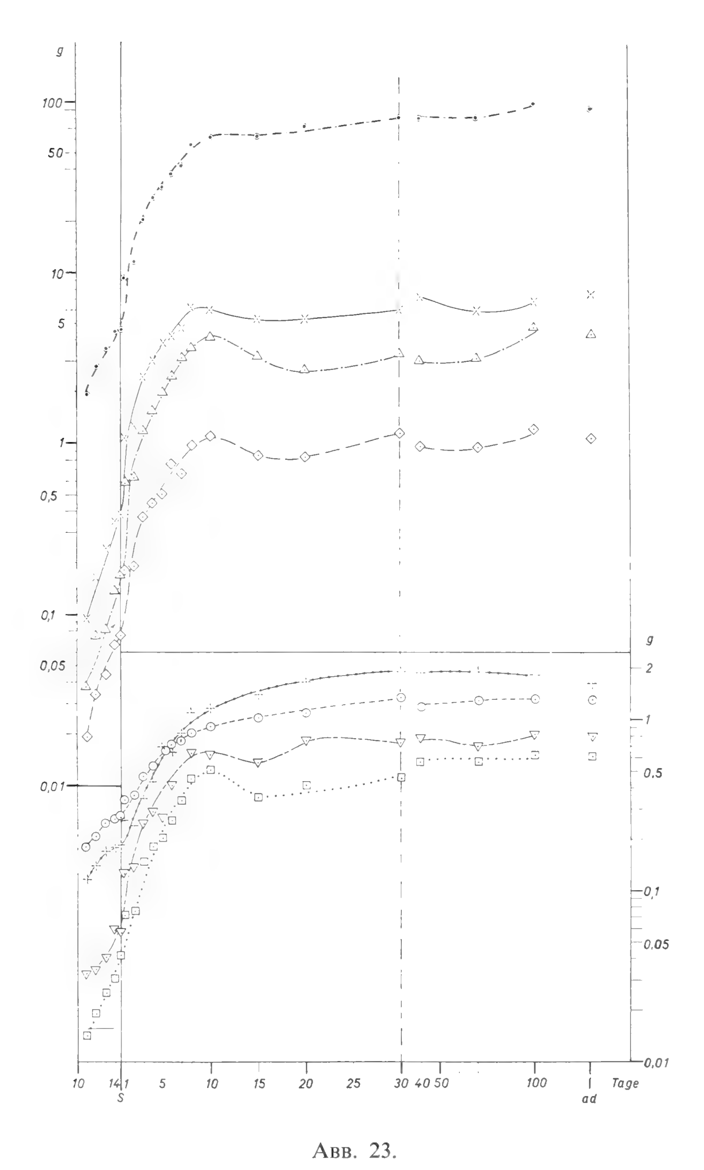


ABB. 23.

Turdus merula. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum (Zeichenerklärung s. Abb. 24).

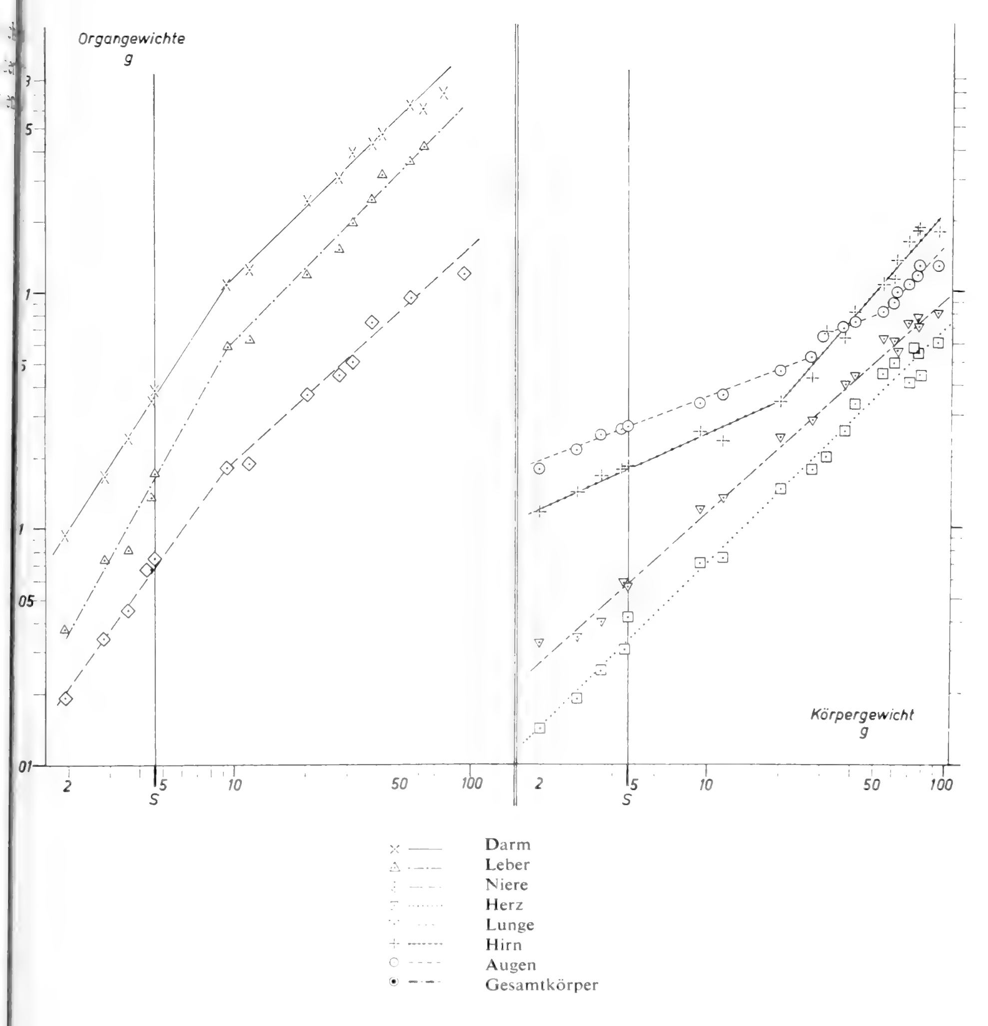


ABB. 24.

Turdus merula. Embryonales und postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums.

c). Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum (Abb. 24; Tab. 14)

Die Verhältnisse bei den Stoffwechselorganen sowie bei Herz und Lunge konnten wegen der früh einsetzenden postembryonalen Gewichtsabnahme nur bis zum 8. bzw. 10. pe-Tag geprüft werden.

Alle drei Stoffwechselorgane zeigen am 1. pe-Tag einen Übergang von positiv allometrischem zu ganz oder annährend isometrischem Wachstum. Für das Herz kann für die gesamte Beobachtungszeit isometrisches und für die Lunge

(α = 0,86) nahezu isometrisches Wachstum angenommen werden. — Hirn und Augen zeigen zuerst stark negativ allometrisches, bei beiden Organen ähnliches Wachstum. Das Hirn geht am 3. pe-Tag zu annähernd isometrischem Wachstum über; die Augen wachsen vom 8. pe-Tag an isometrisch.

TABELLE 14.

Das embryonale und postembryonale Organwachstum der Amsel als Funktion ihres Körperwachstums Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

DARM		LEBER		NIERE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11 e—1 pe 1—8 pe	1,5 1,0	11 e—1 pe 1—10 pe	1,77 1,0	11 e—1 pe 1 pe—10 pe	1,4 0,91

HERZ		LUNGE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11 e—10 pe	1,0	11 e—8 pe	0,86

HIRN		AUGEN	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
11 e—3 pe 3—100 pe	0,45 1,14	11 e—4 pe 5—8 pe 8—100 pe	0,376 0,37 1,0

d). Relative Organgewichte (Abb. 25)

Die Relativgewichte von Darm und Leber nehmen bis zum 1. pe-Tag zu, bleiben dann, nur leicht schwankend, bis zum 8. bzw. 10. pe-Tag auf der Höhe von etwa 11% bzw. 6% und vermindern sich bis zum 20. Tag wieder. Der Anteil der Niere erhöht sich bis zum Schlüpftag nur auf 1,6%. Das relative Herzgewicht bleibt immer unter 1%, und auch der Wert für die Lunge weicht nur wenig von 1% ab. — Die Relativgewichte von Hirn und Augen nehmen spätembryonal und bis zum 4. bzw. 10. pe-Tag allmählich ab und verändern sich dann kaum mehr.

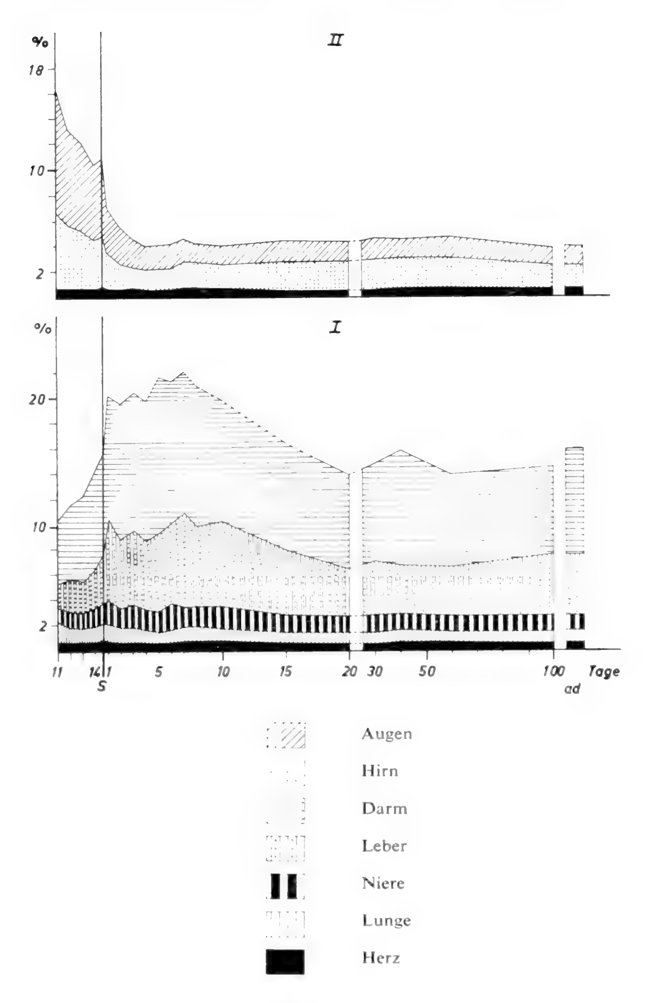


ABB. 25.

Turdus merula. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.

e). *Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der beobachteten Embryonal- und der frühen Postembryonalzeit* (Abb. 26)

Während der Trockensubstanzgehalt des Darmes vom 11. e-Tag bis zum 4. pe-Tag fast kontinuierlich ansteigt, nimmt er bei der Leber vom 12. e-Tag an beträchtlich ab; vom 1. pe-Tag an vermehrt er sich wieder, ähnlich wie bei der Niere. Der Trockensubstanzgehalt von Herz und Lunge steigt ebenfalls bis zum 3. pe-Tag kontinuierlich an, abgesehen von Schwankungen um den Schlüpftag. Für das Hirn liegen die Werte während der ganzen Beobachtungszeit zwischen 8,3% und 9,8%, für die Augen zwischen 4,6% und 5,6%.

Das relative Trockengewicht des I n t e g u m e n t s steigt vom 14. e-Tag bis zum 5 pe-Tag nur von 1% auf 2% an.

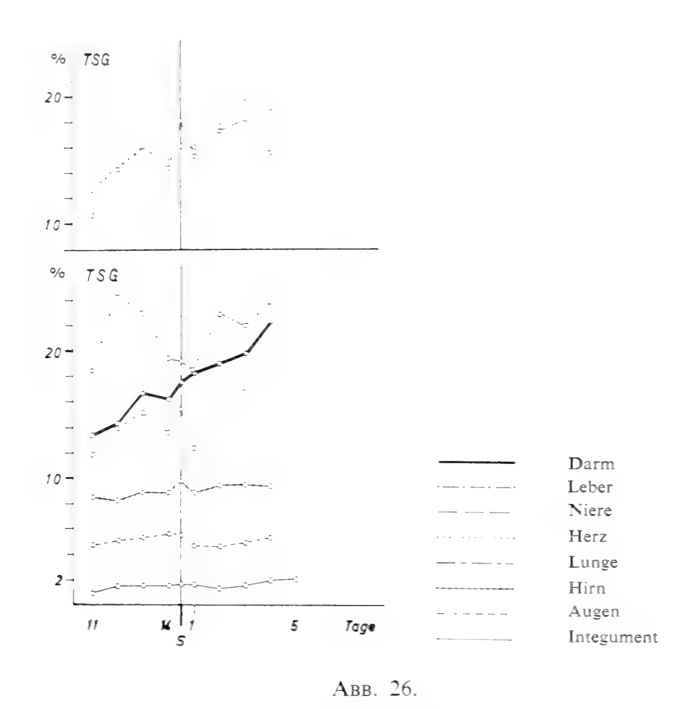


ABB. 26.

Turdus merula. Der spät embryonale und früh postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments.

E. HAUSSPERLING *(Passer domesticus)*

Die Embryonalentwicklung des Sperlings umfasst ca. 13 Tage, die Nestlingszeit 13—16 Tage. — Der Hemisphären-Index nähert sich mit 7.22 (nach PORTMANN, 1947) demjenigen der Amsel, während der Vermehrungsfaktor für die Hemisphären mit 21.48 (PORTMANN, 1947) beim Sperling beträchtlich höher ist.

a). Das embryonale Wachstum (Abb. 27)

Die S t o f f w e c h s e l o r g a n e sind durch besonders rasches spätembryonales Wachstum gekennzeichnet. H e r z und L u n g e wachsen etwas langsamer. — Die Gewichte von H i r n und A u g e n sind während der späten Embryonalzeit wesentlich höher als die andern Organgewichte (mit Ausnahme des Darmgewichtes vom 11. Tag an).

Der G e s a m t k ö r p e r wächst zwischen 9. 10. und 12. 13. e-Tag ebenfalls rasch und über den Schlüpftag etwas langsamer.

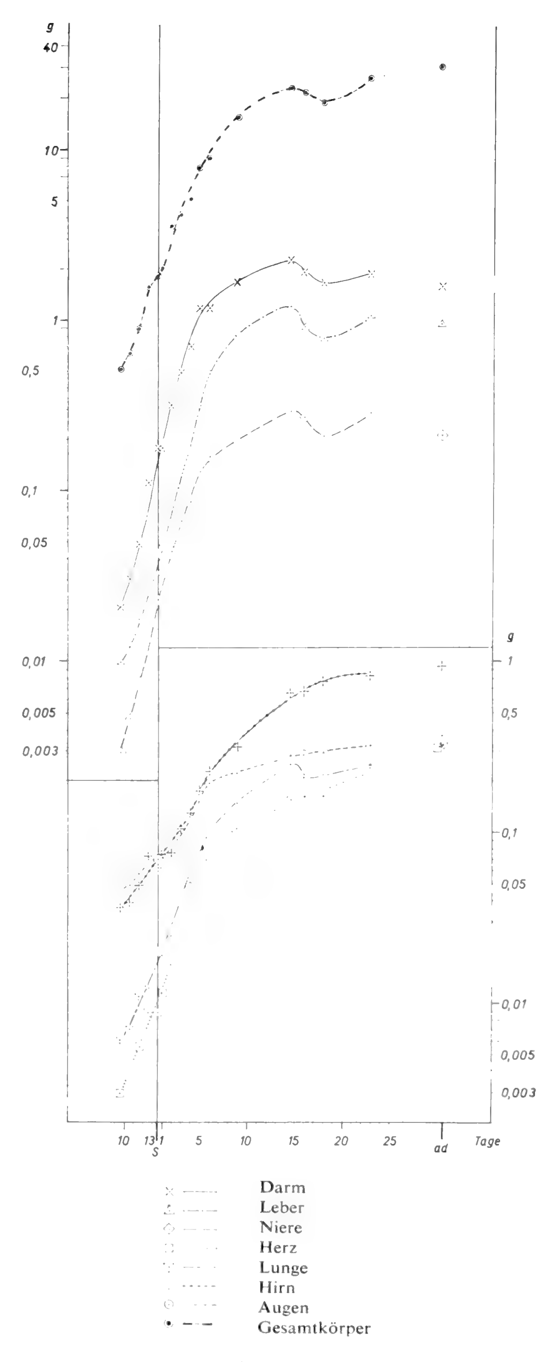


ABB. 27.

Passer domesticus. Embryonales und postembryonales Organ- und Körperwachstum.

b). Das postembryonale Wachstum (Abb. 27)

Die Stoffwechselorgane wachsen noch bis zum 5. bzw. 6. pe-Tag mit derselben Geschwindigkeit wie vor dem Schlüpfmoment weiter. Alle drei Organe zeigen am 14./15. Tag maximale postembryonale Übergewichte, die sie bis zum 18. pe-Tag wieder beträchtlich vermindern. Um den 20.—25. Tag überschreiten diese Gewichte die entsprechenden Adultwerte erneut. — Herz und Lunge verlangsamen um den 4./5. pe-Tag ihr anfänglich rasches Wachstum. Das Herz wächst nun relativ gleichmässig weiter, während die Lunge am 14./15. Tag ein postembryonales Höchstgewicht erreicht. — Vom 5. bis 14./15. pe-Tag wächst das Hirn im Vergleich zu den nur noch langsam weiterwachsenden Augen bedeutend rascher. Mit 20—25 Tagen weisen beide Organe 86—87% ihres Adultgewichtes auf.

Auch der Gesamtkörper beginnt am 5. pe-Tag etwas langsamer zu wachsen; am 14./15. Tag zeigt er ein postembryonales Höchstgewicht.

TABELLE 15.

Postembryonales Organwachstum des Haussperlings
Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren
(Schlüpftag bis Adultzustand)

	Gesamtgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	16,85	9,02	22,2	9,1	36,3	15,9	15,3	5,25
Relative Verm. Fakt.	—	0,53	1,31	0,54	2,15	0,94	0,91	0,31

Ein Vergleich mit den Vermehrungsfaktoren bei der Amsel zeigt nur für Leber, Lunge und Augen beider Arten gewisse Übereinstimmungen. — Das Hirn des Sperlings weist einen ausgesprochen hohen Vermehrungsfaktor auf, wie wir ihn bei keiner andern der bisher untersuchten Nesthockerarten gefunden haben.

c). Die Beziehung zwischen Organ- und Körperwachstum (Abb. 28; Tab. 16)

Das Wachstum des Darmes fällt durch einen Wechsel von positiver zu stark negativer Allometrie am 5. pe-Tag auf, während die beiden anderen Stoffwechselorgane stark positiv allometrisch oder nahezu isometrisch wachsen. — Herz und Lunge sind durch mehrfache Änderungen in ihren Allometrieverhältnissen gekennzeichnet. — Das Hirn geht am 5. pe-Tag von negativer zu positiver Allo-

metrie über. Die Augen wachsen nur vom 2. bis 6. pe-Tag nahezu isometrisch, sonst srk negativ allometrisch.

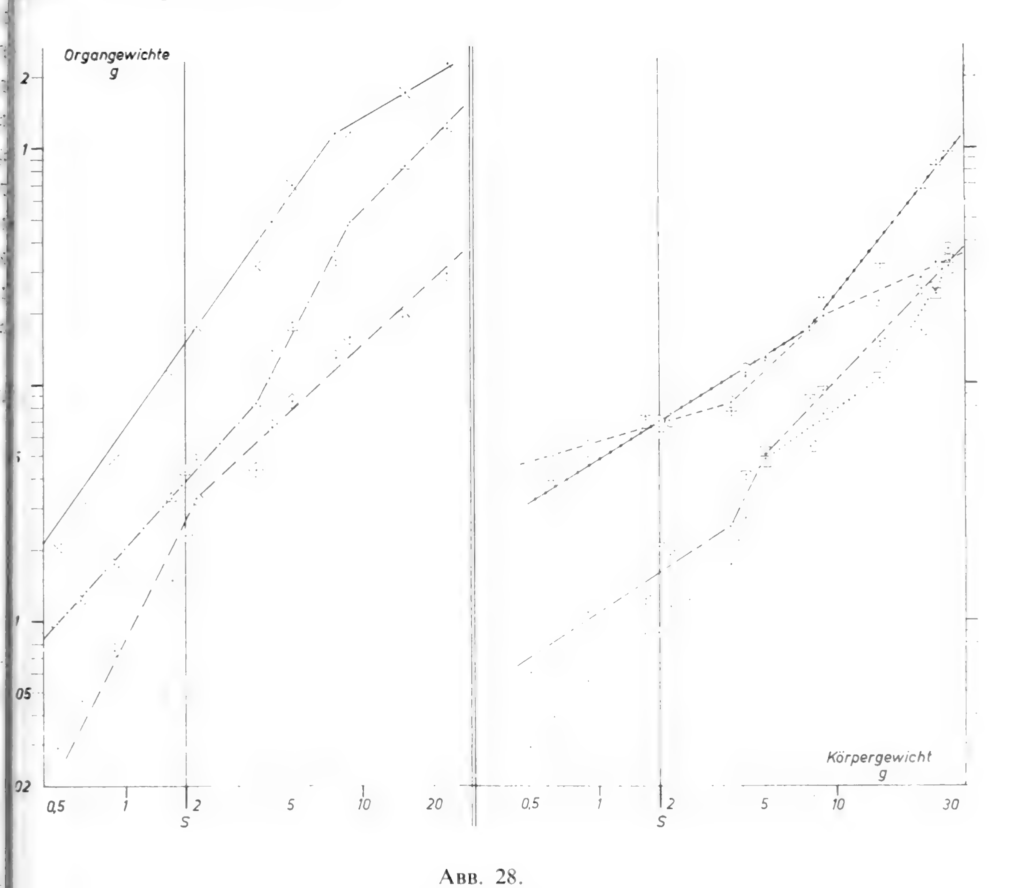


Abb. 28.

Passer domesticus. Embryonales und postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (Zeichenerklärung s. Abb. 27).

d). Relative Organgewichte (Abb. 29)

Das relative Darmgewicht steigt bis zum 5. pe-Tag stark an (Maximalwertt ca. 15%) und sinkt bis zum Adultzustand wieder auf 5,2% ab. Das Relativgewich: der Leber erreicht am 6. pe-Tag 5% und vermindert sich anschliessend nur wenig. Niere, Herz und Lunge weisen nur geringe Veränderungen auf. — Das relative Hirngewicht sinkt bis zum Schlüpftag auf 3,5% und bis zum 8.—10. pe-Tag weiter auf 2% ab; bis zum 18. pe-Tag verdoppelt es sich wieder. Die Augen zeigen am 9./10. e-Tag mit 9% von allen Organen das grösste Relativgewicht, das sich aber bis zum Schlüpftag ebenfalls auf 4% vermindert.

TABELLE 16.

Das embryonale und postembryonale Organwachstum des Haussperlings als Funktion seines Körperwachstums Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

Darm		Leber		Niere	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
9/10 e—5 pe	1,4	9/10 e—2 pe	1,07	9/10 e—1 pe	1,95
5—14/15 pe	0,56	2—6 pe	1,94	1—14/15 pe	0,89
		6—14/15 pe	1,0		

Herz		Lunge	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
9/10 e—2 pe	0,8	9/10 e—2 pe	0,61
2—4 pe	3,1	2—4 pe	2,03
4—8/10 pe	0,7	4—14/15 pe	1,0
8/10—14/15 pe	1,62		

Hirn		Augen	
Wachst. 'abschn.	α	Wachst. 'abschn.	α
9/10 e—5 pe	0,62	9/10 e—2 pe	0,286
5—14/15 pe	1,26	2—6 pe	0,95
		6—14/15 pe	0,455

e). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der beobachteten Embryonal- und der frühen Postembryonalzeit (Abb. 30)

Darm und Leber vermehren ihren Trockensubstanzgehalt bis zum 1. pe-Tag beträchtlich. Bei der Niere bleiben die Werte immer zwischen 17% und 18%. Das Herz zeigt nach starkem Ansteigen seiner Trockensubstanz eine Abnahme um ca. 4% auf den Schlüpftag hin; bei der Lunge steigt sie ähnlich wie bei Darm und Leber am 12./13. e-Tag erneut an. — Alle Organe erreichen nach einer mehr oder weniger schwankenden Abnahme am 5. bzw. 6. pe-Tag wieder den Wert des 1. Tages.

Das Hirn zeigt ähnlich wie die meisten andern Organe auf den 12./13. e-Tag ein Absinken des Trockensubstanzgehaltes und eine nachfolgende Zunahme auf

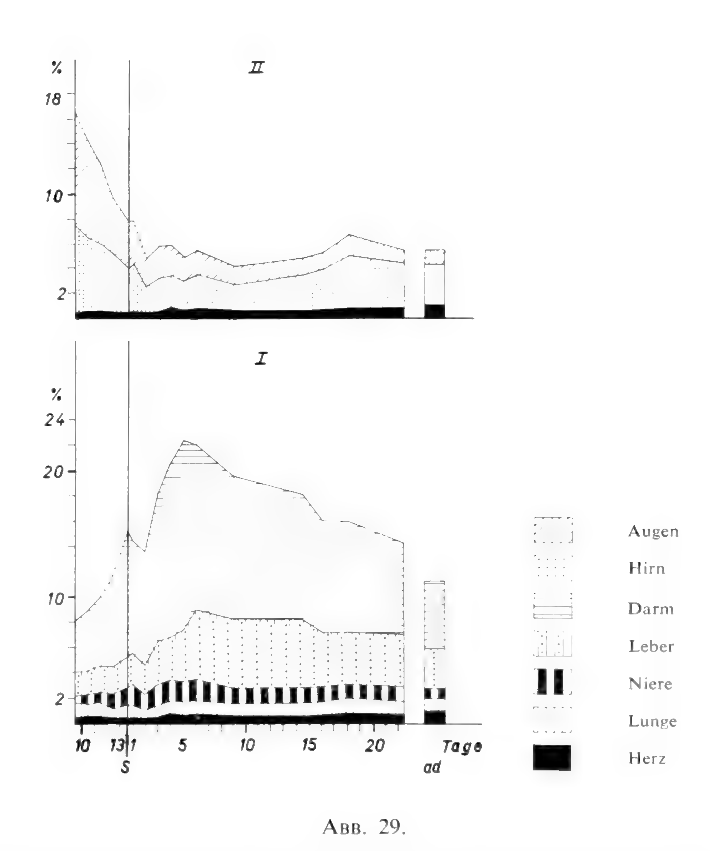


ABB. 29.

Passer domesticus. Embryonale und postembryonale relative Organgewichte.

den Schlüpftag hin. Postembryonal verändern sich die Werte erst vom 8.—10. Tag an, d.h. bis zum 20.—25. Tag steigen sie von 11,2% auf 18,8% an (Adultwert: 19,8%). Diese Vermehrung weist auf die erst in der Postembryonalzeit stärker einsetzende Myelinisation des Sperlingsvogelhirns hin. — Der Trockensubstanzgehalt der Augen bleibt bis zum 8.—10. pe-Tag zwischen 5,2% und 6% und nimmt dann bis zum 20.—25. Tag allmählich auf 11% zu (Adultwert: 11,4%).

Das relative Trockengewicht des Integuments steigt vom 9./10. e-Tag bis zum 6. pe-Tag von 0,8% auf 2,3% an.

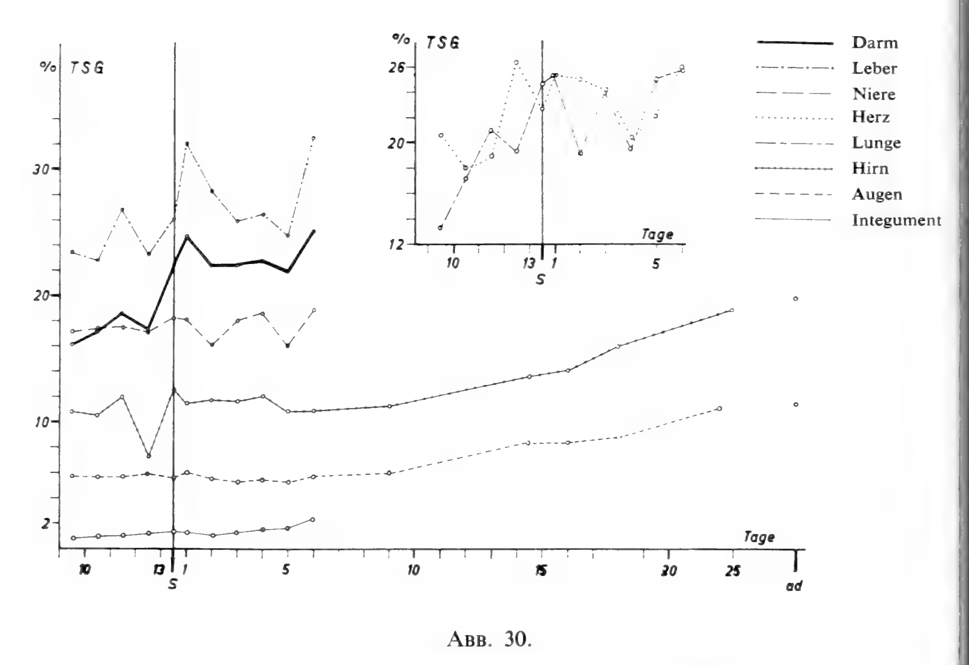


Abb. 30.

Passer domesticus. Der spät embryonale und früh postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments.

F. Star *(Sturnus vulgaris)*

Die Embryonalperiode umfasst beim Star ca. 13 Tage. Die Jungvögel werden mit 19—21 Tagen flugfähig. — Der postembryonale Vermehrungsfaktor der Hemisphären beträgt hier 17,71, der Hemisphären-Index 7,63 (Portmann, 1947).

Für diesen weiteren Vertreter der Passeres standen uns i.a. nur postembryonale Organgewichtswerte aus früheren Untersuchungen in der Zool. Anstalt Basel zur Verfügung. Das embryonale und postembryonale Hirnwachstum konnte an Hand der von Sutter (1943) ermittelten Werte verfolgt werden.

a) Das postembryonale Wachstum (Abb. 31)

Das anfänglich rasche Wachstum der Stoffwechselorgane verlangsamt sich bereits am 4./5. pe-Tag. Am 9./10. bzw. 11./12. Tag erreichen Darm und Leber maximale postembryonale Übergewichte, während die Niere am 9./10. Tag lediglich ein dem Adultwert entsprechendes Gewicht aufweist. Die für den 120.—125. Tag ermittelten Gewichte der drei Organe übertreffen jeweils die späteren Adultgewichte. — Herz und Lunge erreichen um den 19./22. Tag postembryonale Höchstgewichte.

Das vom 8. e-Tag an beobachtete Hirnwachstum (Sutter, 1943) setzt sich postembryonal noch bis zum 9. Tag mit ähnlicher Geschwindigkeit fort.

verlangsamt sich dann und kann um den 20. pe-Tag als abgeschlossen betrachtet werden. Die Augen beginnen schon am 6./7. pe-Tag recht langsam zu wachsen und zeigen bereits am 13./15. pe-Tag ein dem Gewicht vom 120./125. Tag bzw. dem Adultwert stark angenähertes Gewicht.

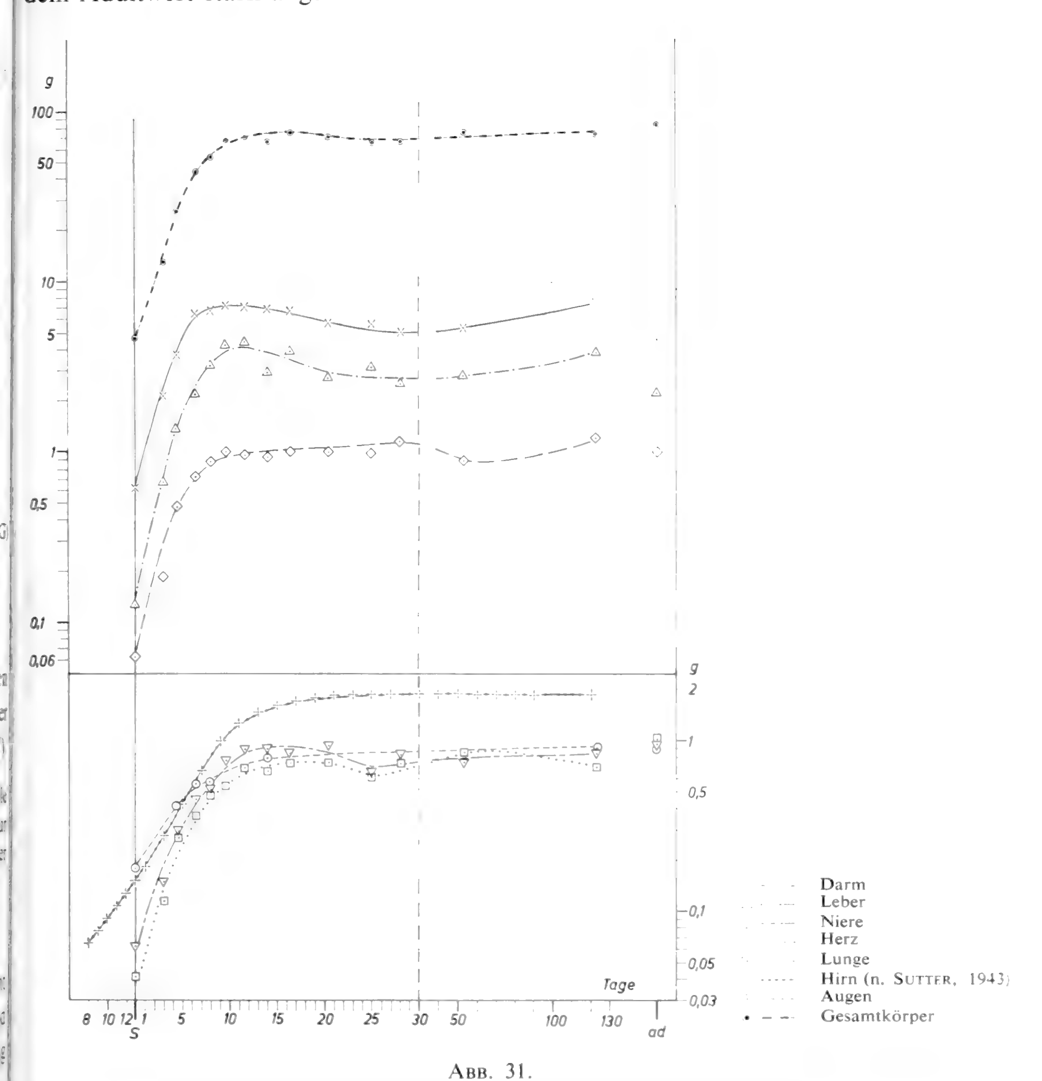


ABB. 31.

Sturnus vulgaris. Postembryonales Organ- und Körperwachstum
(Hirn: nach Werten von SUTTER, 1943, unter Berücksichtigung auch des embryonalen Wachstums).

Das postembryonale Wachstum des Gesamtkörpers verlangsamt sich vom 4./5. Tag an. Postembryonale Höchstgewichte treten am 11./12. und am 16./17. Tag auf.

TABELLE 17.

Postembryonales Organwachstum des Stars
Vermehrungsfaktoren und relative Vermehrungsfaktoren
(Schlüpftag bis Adultzustand)

	Gesamtgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Verm. Fakt.	17,5	7,21	17	15,7	24,7	15,6	11,4	4,85
Relative Verm. Fakt.	—	0,41	0,97	0,895	1,41	0,89	0,65	0,28

Der Darm weist am Schlüpftag schon einen auffallend grossen Anteil an seinem späteren Adultgewicht auf, während das Herz noch besonders stark zurückgeblieben ist. Hirn und Augen des Stars zeigen ähnliche Verhältnisse wie bei den zwei andern untersuchten Vertretern der Passeres.

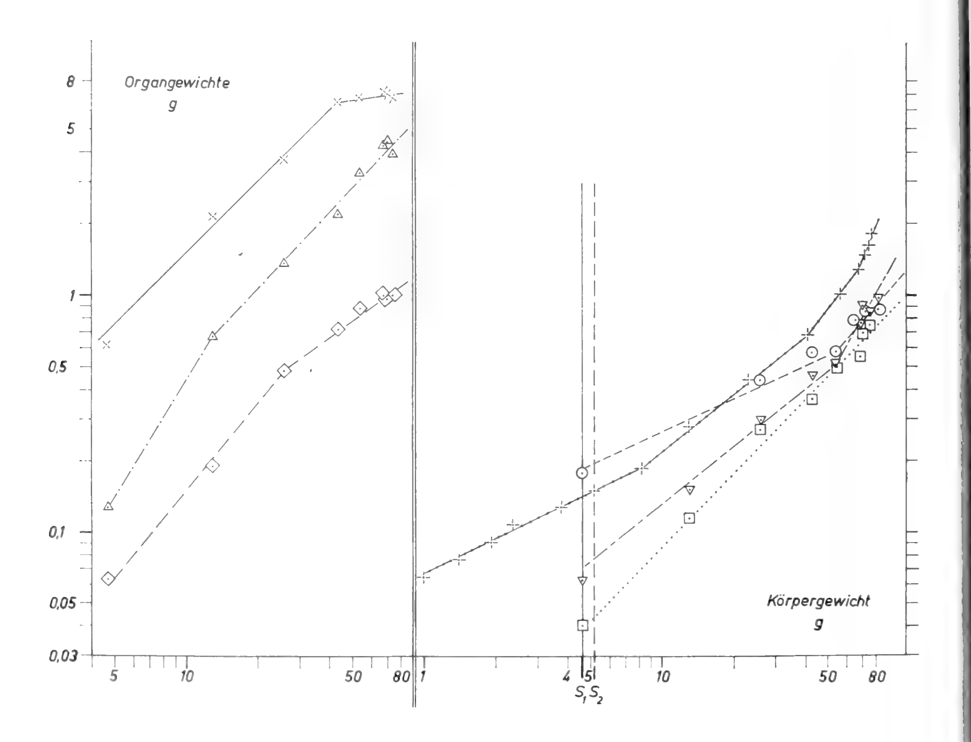


ABB. 32.

Sturnus vulgaris. Postembryonales Organwachstum als Funktion des Körperwachstums (Hirn mit S_2: nach Werten von SUTTER, 1943, unter Berücksichtigung auch des embryonalen Wachstums). (Zeichenerklärung s. Abb. 31.)

b). Die Beziehung zwischen postembryonalem Organ- und Körperwachstum (Abb. 32; Tab. 18)

Der Darm wächst vom Schlüpftag bis zum 6./7. pe-Tag isometrisch, die Leber erst vom 3. pe-Tag an. Die Niere geht am 4./5. pe-Tag von schwach positiver zu schwach negativer Allometrie über. Das Herz wächst etwa isometrisch, die Lunge bis zum 8. pe-Tag schwach negativ, dann stark positiv allometrisch.

Für das Hirn finden sich (nach Werten von SUTTER, 1943) vom 8. e-Tag an sukzessive zunehmende Wachstumskonstanten. Die Augen gehen um den 8. pe-

TABELLE 18.

Das postembryonale Organwachstum des Stars als Funktion seines Körperwachstums Wachstumskonstanten α (graphisch ermittelt)

DARM		LEBER		NIERE	
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α
S—6/7 pe 6/7—16/17 pe	1,0 0,133	S—3 pe 3—16/17 pe	1,63 1,06	S—4/5 pe 4/5—16/17 pe	1,23 0,7
HERZ		LUNGE			
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α		
S—16/17 pe	1,04	S—8 pe 8—16/17 pe	0,8 1,75		
HIRN		AUGEN			
Wachstums-abschn. (Tg.)	α	Wachstums-abschn. (Tg.)	α		
8 e—1 pe 1—7 pe 7—11 pe 11—19 pe	0,485 0,78 1,25 2,5	S—8 pe 8—13/15 pe	0,455 1,15		

Tag von ihrem bisherigen stark negativen zu nahezu isometrischem Wachstum über.

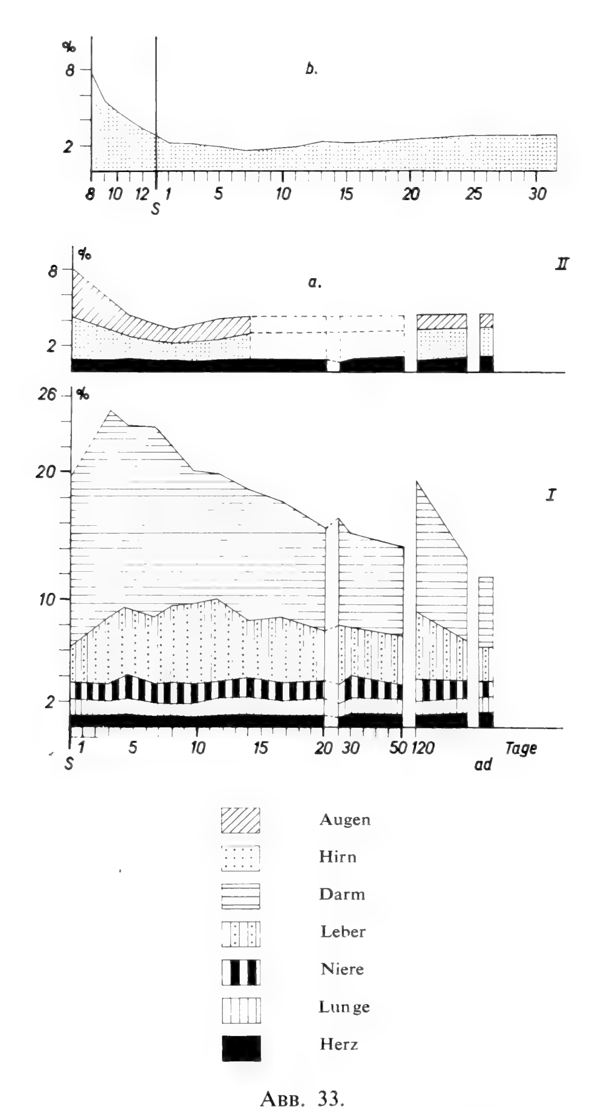


ABB. 33.

Sturnus vulgaris. Postembryonale relative Organgewichte.
II, a. nach Werten aus der Zool. Anstalt Basel; II, b. nach Werten von SUTTER, 1943, unter Berücksichtigung auch der embryonalen Hirngewichte.

c). Relative Organgewichte (Abb. 33)

Vom 3. pe-Tag an sinkt das relative Darmgewicht von 16% auf 8% am 19./22. Tag ab (Adultwert: 5,5%). Die Leber zeigt am 11./12. pe-Tag ein Maximum von 6,3% und im Adultzustand wieder den Wert vom Schlüpftag (2,7%). Die

geringen Relativgewichte von Niere, Herz und Lunge verändern sich postembryonal nur wenig.

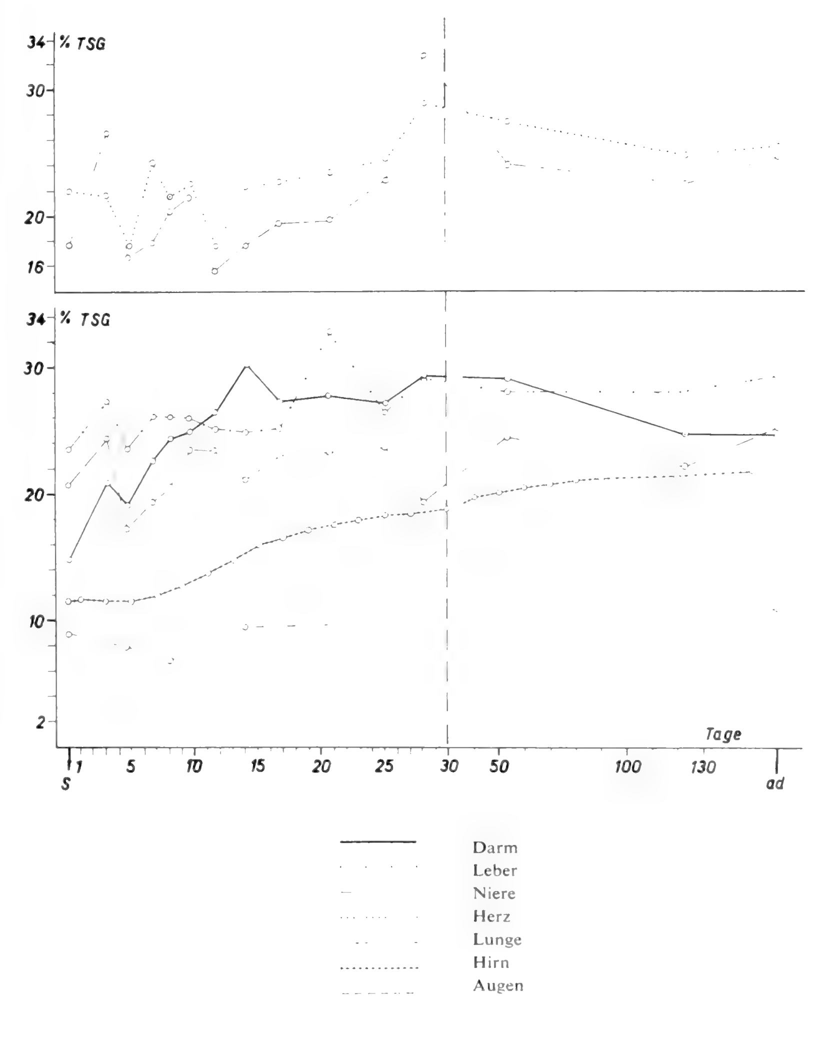


Abb. 34.

Sturnus vulgaris. Der postembryonale Trockensubstanzgehalt (TSG) der Organe.

Das relative Hirngewicht sinkt nach den Daten von Sutter (1943) (Abb. 33b) vom 8. e-Tag bis zum 7. pe-Tag von 6,55% auf 1,65% ab. (Adultwert: 2,25%). Das Relativgewicht der Augen vermindert sich zwischen Schlüpftag und 8. pe-Tag von 3,86% auf 1%.

d). Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der Postembryonalzeit (Abb. 34)

Der Trockensubstanzgehalt des Darmes steigt bis zum 13./15. pe-Tag von ca. 15% auf 30% an; bei der Leber vermehrt er sich postembryonal um 4,5%. Die Niere verhält sich ähnlich schwankend wie die Leber; adult zeigt sie etwa wieder den Wert vom 3. pe-Tag (24—25%). Herz und Lunge weisen um den 28. pe-Tag Maxima von 28,8% bzw. 32,6% auf; ihre Adultwerte betragen ähnlich wie bei Darm und Niere 24—25%.

Der Trockensubstanzgehalt des Hirns steigt (nach Daten von SUTTER, 1943) vom Schlüpftag bis zum 150. Tag relativ gleichmässig von 11,6% auf 22% an; bei den Augen vermehrt er sich postembryonal nur um 2%.

III. VERGLEICHENDER ÜBERBLICK ÜBER DAS ORGANWACHSTUM BEI DEN UNTERSUCHTEN NESTFLÜCHTER- UND NESTHOCKERARTEN

A. DIE POSTEMBRYONALEN VERMEHRUNGSFAKTOREN

(Zusammenstellung in den unveröffentlichten Tabellen A und B)

Unter den Nestflüchtern zeigt das Huhn deutliche Unterschiede gegenüber der Stockente: Sein Totalgewicht und alle Organe ausser Hirn und Augen weisen beträchtlich höhere postembryonale Vermehrungsfaktoren auf. Bei der Stockente findet man hingegen Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den Nesthockern: Nur der Darm muss hier sein Anfangsgewicht noch bedeutend stärker vermehren als bei den meisten Nesthockerarten, und der Vermehrungsfaktor für das Hirn von *Anas* ist ebenso niedrig wie bei den übrigen Nestflüchterarten.

Bei den verschiedenen Nesthockerarten der Ontogenesestufe VI (nach PORTMANN, 1935), die alle eine ähnliche postembryonale Lebensweise haben, nähern sich die Vermehrungsfaktoren für die entsprechenden Organe nur teilweise einander. — Unter den zur Ontogenesestufe VII (PORTMANN, 1935) gehörenden Sperlingsvögeln nehmen die Rabenvögel eine Sonderstellung ein: Sie weisen für den Gesamtkörper sowie für fast alle Organe wesentlich höhere Vermehrungsfaktoren auf als die übrigen Nesthocker.

Die Nestflüchter sind hinsichtlich der postembryonalen Vermehrungsfaktoren für das Hirn mit Werten bis 5 deutlich von den Nesthockern mit höheren Werten abgegrenzt (Tab. 19). In diesem Unterschied wie auch in der entsprechenden Gruppierung der Hemisphären-Vermehrungsfaktoren kommen die gegensätzlichen Schlüpfzustände der beiden Gruppen klar zum Ausdruck: Das am Schlüpftag schon weit entwickelte Hirn, dessen Gewicht bereits 20 bis 30% des Adult-

gewichtes ausmacht, ermöglicht u.a. dem Nestflüchterjungen seine von Anfang an selbständige Lebensweise, während die bei den Nesthockern im Schlüpfmoment noch stärker zurückgebliebenen Gehirne ebenso deutlich in Korrelation sind mit dem hilflosen Zustand der Jungen.

PORTMANN (1947) hat diese Unterschiede präzisiert durch Ermittlung der postembryonalen Vermehrungsfaktoren für die einzelnen Hirnteile (von denen Hemisphären und Stammrest in unserer Tab. 19 aufgeführt sind). Er weist dabei besonders auf die gegensätzlichen Verhältnisse bei den Hemisphären als höchstem Integrationsort und dem Stammrest als Elementarteil des Gehirns hin: Während die Vermehrungsfaktoren der Hemisphären, die nach einer Zusammenstellung von PORTMANN (1947) zwischen 2,35 (Seeregenpfeifer) und 32,59 (Rabenkrähe) liegen, ähnlich wie die Vermehrungsfaktoren für das Totalhirn eine klare Abgrenzung zwischen den Nestflüchtern (wo sie den Wert 5 kaum überschreiten) und den eigentlichen Nesthockern zeigen, trifft dies für die Vermehrungsfaktoren des Stammrestes von 1,29 (Seeregenpfeifer) bis 6,73 (Rabenkrähe) nicht zu. Wenn sich auch die niedrigsten Werte von 1,29 und 2,42 nur bei Nestflüchtern und die höchsten von 5 bis 6,3 nur bei extremen Nesthockern finden, so treten die dazwischenliegenden Zahlen doch bei beiden Gruppen auf. — Der von PORTMANN eingeführte Quotient aus den Vermehrungsfaktoren von Hemisphären und Stammrest gibt an, wievielmal mehr die Hemisphären während der Postembryonalzeit wachsen müssen als der Stammrest, und grenzt ebenfalls die beiden Ontogenesetypen voneinander ab: Bei den Nestflüchtern finden sich nur niedrige Werte bis zu 1,5, bei den extremen Nesthockern hingegen die höchsten Werte bis annähernd 5. Hier wird die grosse Bedeutung des höchsten Integrationszentrums und seines postembryonalen Wachstums bei den Nesthockern klar gegenüber den Verhältnissen bei den Nestflüchtern, wo das Wachstum dieses Zentrums sich nur wenig von demjenigen des elementaren Hirnteils unterscheidet.

Der Hemisphären-Index (Tab. 19) zeigt nur teilweise Parallelen zur Intensität des postembryonalen Wachstums der Hemisphären bzw. des Totalhirns. Unter den Nestflüchtern ist er z.B. für die Stockente mit 6,08 relativ hoch trotz ihres recht geringen Hemisphärenwachstums, während er unter den Nesthockern beim Haussperling mit 7,22 im Vergleich zu seinem hohen Hemisphären-Vermehrungsfaktor als niedrig bezeichnet werden kann. Nur die hohen Indices für die Hemisphären der Rabenvögel stehen auch in deutlicher Beziehung zu den hohen Vermehrungszahlen für Totalhirn und Hemisphären dieser Familie.

Unter den Hemisphären-Indices fallen die niedrigen Werte bei *Apus* und *Columba domestica* auf. Diese Arten mit ihrer typischen Nesthockerontogenese sind Beispiele für die Regel von der *evolutiven Präzedenz des Ontogenesetypus*, auf die wir später noch ausführlicher zurückkommen werden.

Den postembryonalen Vermehrungsfaktoren für die Augen sind in Tabelle 19

TABELLE 19.

Postembryonale Vermehrungsfaktoren für Gesamthirn, einzelne Hirnteile und Augen und Ranghöhe der Arten

	Vermehrungsfaktoren				Hemisph.-Index	Verm. Fakt. Augen	Mittelhirn- (Lobi optici) Index
	Totalhirn	Hemisphären	Stamm	Hem.: Stamm			
Nestflüchter:							
Gallus domest.	3,57	4,86	—	—	3,27	6,36	0,840
Coturnix coturn.	2,88	3,17	2,43	1,3	2,36	—	—
Anas platyrh.	4,05	4,93	3,29	1,49	6,08	4,6	0,608
Nesthocker:							
Melopsitt. und.	9	19,4	4,35	4,46	7,4	4,1	0,76
Apus melba	8,94	16,26*	4,73*	3,44	3,67	8,4	0,66
Apus apus	6,6	9,25	3,97	2,33	3,43	6,5	0,65
Columba domest.	6,15	8,48	3,77	2,25	4,0	3,82	0,85
Turdus merula	8,87	13,98	4,59	3,04	6,67	4,85	1,18
Passer domest.	15,3	21,48	—	—	7,22	5,25	0,975
Sturnus vulgaris	11,4	17,71	4,76	3,72	7,63	4,85	1,01
Hirundo rustica	7,6	12,21	3	4,07	4,62	6,25	0,74
Fringilla coel.	7,65	13,82	4,75	2,91	5,83	3,79	0,76
Chloris chloris	8,79	14,75	3,57	4,13	—	3,82	—
Carduelis cann.	7,85	12,65	3,48	3,63	5,87	3,84	0,86
Parus major	11,2	19,55	4,73	4,13	8,9	4,65	1,17
Parus coeruleus	11,4	19,04	5,06	3,76	8,77	5,35	1,06
Emberiza citr.	7,3	12,07	3,55	3,40	—	3,21	—
Troglodytes trog.	5,5	9,06	3,78	2,39	5,87	3,22	1,12
Acrocephalus scirp.	6,5	10,48	2,95	3,55	4,41	—	—
Corvus corone	21,2	32,59	6,73	4,84	15,38	7,9	1,27
Coloeus monedula	17,8	28,95	6,31	4,59	13,98	7,15	1,4
Pica pica	15,1	27,2	6,28	4,33	15,81	7,5	1,41

Werte für Hemisphären- und Stamm-Vermehrungsfaktoren und Hemisphären- und Mittelhirn-Indices nach PORTMANN (1947).
* nach KOCHER (1948).

noch die Indices für das Mittelhirn (Lobi optici) gegenübergestellt. Diese Vermehrungsfaktoren sind ihrer Grösse nach unregelmässig über alle Arten der behandelten Ontogenesestufen verteilt, erlauben also keine Abgrenzung der Nestflüchter von den Nesthockern, und auch ein Versuch, die einzelnen Vermehrungsfaktoren jeweils in Beziehung zum Mittelhirn-Index der betreffenden Art zu setzen, erweist sich für den Gesamtvergleich als zwecklos. Der Alpensegler, der in unserer Tabelle unter den Vermehrungsfaktoren einen Höchstwert von 8,4 zeigt, besitzt nur einen relativ niedrigen Mittelhirn-Index von 0,66, ähnlich

wie der ihm nahe verwandte Mauersegler. Die nächsthöchsten Vermehrungsfaktoren finden sich wiederum bei den Rabenvögeln, die gleichzeitig die grössten Mittelhirn-Indices besitzen. — Bei den Augen handelt es sich um Organe, die im Adultzustand bei den einzelnen Arten besonders starke Unterschiede in ihrem relativen Gewicht zeigen; so hebt sich z.B. der Alpensegler mit 2,18% Gewichtsanteil der Augen am adulten Körpergewicht deutlich vom Wellensittich und der Taube mit ihren entsprechenden Werten von 0,8% bzw. 0,72% ab — ein Unterschied, der auch in den postembryonalen Vermehrungsfaktoren für die Augen dieser Arten zum Ausdruck kommt.

Wie Tabelle 20 zeigt, ist für Hirn und Augen der Nestflüchter die geringste postembryonale Wachstumsleistung, verglichen mit dem Körperwachstum, nötig. Bei den Nesthockern weisen das Hirn der Taube und ebenfalls die Augen fast

TABELLE 20.

Postembryonale relative Vermehrungsfaktoren

	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
a) *Nestflüchter:*							
Gallus domest.	0,69	0,87	1,92	0,97	0,625	0,066	0,12
*Phasianus colch.**						0,091	0,11
*Chrysolophus pictus**						0,108	0,127
Coturnix coturnix (n. SUTTER, 1943)						0,137	
Anas platyrh.	0,81	0,6	0,46	0,66	0,71	0,13	0,15
b) *Nesthocker:*							
Melopsittacus und.	0,44	0,83	0,36	1,27	0,8	0,37	0,17
Apus melba	0,57	0,95	0,72	1,5	0,84	0,44	0,41
*Apus apus**	0,51	1,01	0,71	1,49	0,89	0,5	0,49
Columba domest.	0,58	0,7	0,31	1,43	0,88	0,26	0,16
Turdus merula	0,95	1,28	0,73	0,76	0,73	0,47	0,25
Passer domesticus	0,53	1,31	0,54	2,15	0,94	0,91	0,31
*Sturnus vulgaris**	0,41	0,97	0,89	1,41	0,89	0,65	0,28
Weitere Passeres nach früh. ermitt. Werten:							
Hirundo rustica	0,57	1,51	0,9	1,55	0,89	0,46	0,37
Fringilla coel.	0,49	0,85	0,71	1,2	0,78	0,47	0,23
Chloris chloris	0,48	0,92	0,615	1,85	0,65	0,58	0,25
Parus maior	0,58	1,5	1,25	1,8	0,74	0,73	0,3
Parus coeruleus	0,47	1,33	1,26	1,75	1,07	1,02	0,48
Troglodytes trog.	0,58	1,89	1,96	1,5	1,0	0,55	0,32
Corvus corone	0,53	1,22	0,68	1,44	0,97	0,575	0,21
Coloeus monedula	0,55	1,94	0,88	1,48	0,94	0,73	0,29
Pica pica	—	—	—	—	—	0,42	0,21

* nach Werten aus der Zool. Anst. Basel.

aller Arten im Vergleich zu den übrigen Organen niedrige *relative Vermehrungsfaktoren* auf. — Beim Vergleich von *Apus melba* und *Apus apus* fäll auf, dass die z.T. beträchtlichen Unterschiede zwischen den postembryonalen Vermehrungsfaktoren einander entsprechender Organe durch die Miteinbeziehung des Körperwachstums beider Arten — also in der Form der relativen postembryonalen Vermehrungsfaktoren — weitgehend ausgeglichen sind.

Eine klare Sonderung zwischen Nestflüchtern und Nesthockern ist bezüglich der relativen Vermehrungsfaktoren nur für das Hirn möglich.

B. Das Organwachstum als Funktion des Körperwachstums

a). Embryonalperiode (Zusammenstellung in unveröff. Tab. C; Abb. 35)

Während der beobachteten Embryonalzeit nähert sich das Herz bei sämtlichen untersuchten Arten am stärksten dem isometrischen Wachstum. Die Lunge zeigt weniger einheitliche Isometrieverhältnisse; doch kommt ihr Wachstum besonders in der späteren Embryonalzeit bei den meisten Arten ebenfalls der isometrischen Form nahe. — Beide Organe stehen als deutliche Abgrenzung zwischen Stoffwechselorganen einerseits und Hirn und Augen andererseits, wie es Abbildung 35 zeigt. Hier sind die Bereiche der embryonalen Wachstumskonstanten für die einzelnen Organe schematisch zusammengefasst: Links von dieser mittleren Organgruppe ordnen sich die fast durchwegs oberhalb von 1 liegenden Wachstumskonstanten der Stoffwechselorgane an, rechts die weitgehend unter dem Wert 1 liegenden von Hirn und Augen. Diese Gruppierung gilt vor allem für die spätere Embryonalzeit und betrifft die Organe von Nestflüchtern und Nesthockern in ähnlicher Weise.

Unter den Stoffwechselorganen findet man für den Darm beider Ontogenesetypen im allgemeinen ein schwach bis mittelstark positiv allometrisches Wachstum. Die Leber ist bei allen Arten (mit Ausnahme der Amsel) durch schwach positiv allometrisches oder nahezu isometrisches Wachstum gekennzeichnet, das lediglich in den letzten Bruttagen bei einzelnen Arten zu stärker positiver Allometrie übergeht. Die Niere der Nestflüchter weist in der früheren Embryonalperiode stark positive Allometrie auf, die sich später vermindert. Bei den Nesthockern wächst dieses Organ schwach bis mittelstark positiv allometrisch.

Das Hirn zeigt nach manchen Autoren nur in früheren Embryonalstadien des Hühnchens (und unter den Nesthockern beim Alpensegler bis zum 14./15. e-Tag) nahe bei 1 liegende Wachstumskonstanten; sonst wächst es überall negativ allometrisch, wobei die Nestflüchter im allgemeinen höhere Wachstumskonstanten aufweisen als die Nesthocker. — Die Augen wachsen bei den Nestflüchtern in der früheren Periode noch positiv allometrisch und gehen dann zu negativer

Allometrie mit recht niedrigen Wachstumskonstanten über, wie sie auch für das Augenwachstum der Nesthocker gilt.

Allgemein lässt sich sagen, dass zwischen Nestflüchtern und Nesthockern

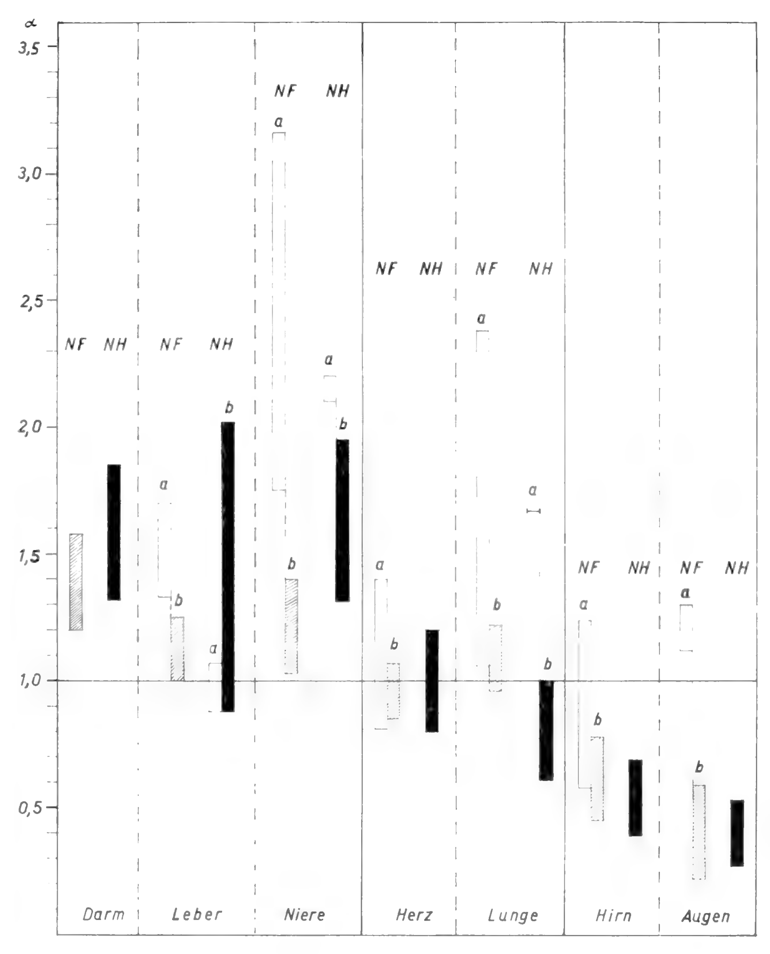


ABB. 35.

Gruppierung der embryonalen Wachstumskonstanten α für die einzelnen Organe bei Nestflüchtern (NF) und Nesthockern (NH). a. frühere Embryonalperiode; b spätere Embryonalperiode.

hinsichtlich des embryonalen Organwachstums als Funktion des Körperwachstums keine markanten Unterschiede bestehen.

b). Postembryonalperiode (Zusammenstellung in unveröff. Tab. D; Abb. 36)

Postembryonal sind die drei Organgruppen nicht so deutlich voneinander gesondert wie in der Embryonalzeit.

Bei den Stoffwechselorganen der Nestflüchter zeigt sich nach dem 5.—10. Tag zunächst ein Übergang von positiv allometrischem zu nahezu isometrischem Wachstum. Bei den Nesthockern wachsen alle drei Organe nach dem 5.—6. Tag ebenfalls weitgehend isometrisch oder negativ allometrisch. — Das Herzwachstum der untersuchten Nestflüchter verläuft bis zum 60.—70. Tag negativ allometrisch, während es bei den meisten Nesthockerarten

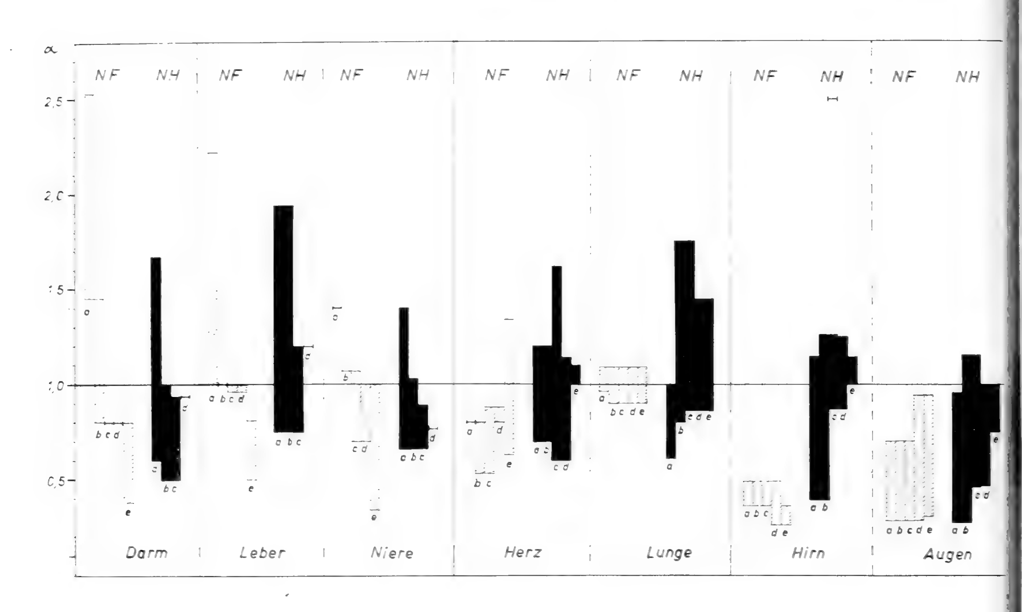


ABB. 36.

Gruppierung der postembryonalen Wachstumskonstanten α für die einzelnen Organe bei Nestflüchtern (NF) und Nesthockern (NH). a. S—5. Tag; b. 5.—10. Tag; c. 10.—20. Tag; d. 20.—50. Tag; e. über 50 pe-Tage.

in den ersten Postembryonalwochen auch Isometrie oder positive Allometrie zeigt. Die Lunge wächst bei den Nestflüchtern durchwegsn ahezu isometrisch; bei den meisten Arten der Nesthocker zeigt sie ebenfalls grössere Abschnitte isometrischen oder schwach negativ allometrischen Wachstums.

In bezug auf das Hirn lassen sich die beiden Ontogenesetypen postembryonal klar voneinander abgrenzen: Die Nestflüchter zeigen stark negative Allometrie, während die meisten Nesthockerarten schon wenige Tage nach dem Schlüpfen zu annähernd isometrischem oder schwach allometrischem Hirnwachstum übergehen. — Das Augenwachstum lässt bei beiden Ontogenesetypen keine markanten Unterschiede erkennen; lediglich Amsel und Star weichen mit teilweiser Isometrie bzw. schwach positiver Allometrie etwas von der Wachstumsform bei den übrigen Arten ab.

c) Vergleich der embryonalen und postembryonalen Verhältnisse (Abb. 35 und 36)

Die Stoffwechselorgane beider Ontogenesetypen verhalten sich postembryonal vom 10. bzw. vom 5. Tag an mit ihrer Isometrie bzw. negativen Allometrie genau umgekehrt wie embryonal. — Dem sich besonders in der späteren Embryonalzeit der Isometrie nähernden Herzwachstum stehen weniger einheitliche postembryonale Verhältnisse gegenüber. Das weitgehend isometrische spätembryonale Wachstum der Lunge setzt sich bei den Nestflüchtern auch postembryonal konsequent fort; bei den Nesthockern ist eine Verschiebung der spätembryonalen negativen Allometrie zu positiver Allometrie zu beobachten.

Das Wachstum des Hirns zeigt lediglich bei den Nesthockern einen Unterschied gegenüber der negativen Allometrie der späteren Embryonalzeit: Besonders vom 10. pe-Tag an liegen alle Wachstumskonstanten wenig über oder unter 1. — Etwa dasselbe gilt vor allem bei den Nesthockern für das Augenwachstum.

C. Relative Organgewichte

(Zusammenstellung in unveröff. Tab. E und F)

Die Veränderungen, denen die relativen Organgewichte während beider Entwicklungsperioden bei den von uns untersuchten Vertretern der Nestflüchter und Nesthocker unterworfen sind (vgl. graphische Darstellungen in Kapitel I und II), lassen sich im Überblick folgendermassen charakterisieren:

Das Relativgewicht von Herz und Lunge schwankt während der beobachteten Embryonal- und Postembryonalzeit nur zwischen 0,5 und 1,5%. Unter den Stoffwechselorganen zeigt auch die Niere (ca. 0,5—2,3%) während ihres Wachstums nur geringe Veränderungen. Bei Darm und Leber hingegen ist während der beobachteten Embryonalzeit eine relative Gewichtszunahme festzustellen, die sich bei allen Arten auch postembryonal noch mehr oder weniger stark fortsetzt. Während der späteren Postembryonalzeit nimmt das Relativgewicht wieder ab, bzw. es bleibt noch einige Zeit konstant. Im Vergleich zu diesen beiden Organen verhalten sich Hirn und Augen während der embryonalen Beobachtungszeit genau umgekehrt. Ihre Relativgewichte sinken bis zum Schlüpftag kontinuierlich ab. Sie vermindern sich auch in der frühen Postembryonalzeit noch etwas und bleiben dann etwa konstant.

Neben dieser allgemeinen Charakterisierung sind noch einige Besonderheiten zu erwähnen:

Embryonalperiode. Bei den Nestflüchtern weist der Darm des Huhnes ungefähr doppelt so hohe embryonale Relativgewichte auf wie dasselbe Organ der Stockente. Unter den Nesthockern zeigen neben dem Alpensegler die Amsel und der Sperling die höchsten Relativgewichte für den Darm. Für die Leber weichen die Prozentwerte bei den einzelnen Arten nicht stark voneinander

ab: die höchsten Zahlen weist hier ebenfalls das Huhn auf, die niedrigsten der Wellensittich. — Unter den Nestflüchtern finden sich beim Huhn niedrigere relative Hirngewichte als bei der Ente, im Gegensatz zu den Verhältnissen beim Darm.

Postembryonalperiode. Für den Darm zeigen Nestflüchter wie Nesthocker (mit Ausnahme des Alpenseglers) vom Schlüpftag bis zum 5. pe-Tag eine teilweise beträchtliche Zunahme des Relativgewichtes. Die Nesthocker vermindern bis zum 20. Tag ihr relatives Darmgewicht wieder etwa auf den Wert vom Schlüpftag oder noch stärker. Bei der Stockente hingegen tritt das dem Schlüpfwert entsprechende Relativgewicht erst wieder mit 50 Tagen auf, beim Huhn mit 100—120 Tagen. *Die beiden Nestflüchterarten sind somit von den Nesthockern deutlich unterschieden durch diese wesentlich längere Beibehaltung ihres höheren relativen Darmgewichtes während der Postembryonalzeit.*

Während das postembryonale Relativgewicht der Leber beim Huhn erst nach dem 40. Tag wieder langsam abzunehmen beginnt, erfolgt diese Abnahme bei der Stockente schon nach dem 15. und bei allen Nesthockern (mit Ausnahme des Alpenseglers) nach dem 10. Tag.

Das Hirn setzt überall seine embryonale Verminderung des Relativgewichtes postembryonal direkt fort, wenn auch auf verschiedene Weise. Unter den Nestflüchtern zeigt das Huhn während der ganzen Postembryonalzeit eine kontinuierliche Abnahme; die Stockente lässt hingegen ihr stark vermindertes relatives Hirngewicht vom 50. Tag an etwa konstant. Die Verhältnisse bei den Nesthockern sind untereinander wiederum recht verschieden. Beim Wellensittich nimmt der auffallend hohe Schlüpfwert von nahezu 8% bis zum 5. pe-Tag um mehr als die Hälfte ab. Alpensegler und Taube vermindern ihre geringen relativen Hirngewichte vom Schlüpftag während der Postembryonalzeit noch beträchlich, wobei die Taube in den letzten Stadien ebenso niedrige Werte zeigt wie die Stockente. Unter den Sperlingsvögeln mit ihren untereinander ähnlichen Schlüpfwerten (3,4—3,9%) finden sich bei der Amsel und beim Star etwa einander entsprechende Verhältnisse, d.h. bis zum 5. Tag eine Verminderung ihrer relativen Hirngewichte auf etwa die Hälfte des Schlüpfwertes. — Die Augen der Nestflüchter vermindern ihre geringen relativen Anfangsgewichte in der späteren Postembryonalzeit noch weiter. Bei den Nesthockern hingegen verändern sich nach dem 10. pe-Tag die relativen Augengewichte nicht mehr wesentlich.

D. Der Trockensubstanzgehalt

Während der Embryonalentwicklung vergrössert sich der relative Gehalt an Trockensubstanz. Nach Rössle (1923) findet bei der Veränderung der chemischen Zusammensetzung des Gesamtkörpers mit dem Alter vor allem eine „Austrocknung“ statt, und auch Rubner (1923) und Scheminzky (1930) wiesen nach, dass sich der Wassergehalt parallel mit der Abnahme der Wachstumsintensität im Verlauf der Ontogenese vermindert.

Wie Pohlman (1919/20) aufgrund seiner Untersuchungen am Hühnerembryo annimmt, wird bei Einsetzen der Luftatmung kurz vor dem Schlüpfen der grösste Teil des Wassers durch die Lungen ausgeschieden, das in Form der Amnionflüssigkeit während der zweiten Hälfte der Brutzeit in die Muskulatur und in einzelne Organe des Embryos aufgenommen worden ist. — Haardick (1941) stellte fest, dass der Hühnchenembryo in der ersten Hälfte der Brutzeit wasserreicher ist als das Eiweiss, in dem er schwimmt. Der Wassergehalt ist am 5. e-Tag am grössten, was auch Schmalhausen (1927) für den Hühnerembryo nachgewiesen hat; bis zum 13. Tag nimmt das Trockengewicht langsam zu, und bis zum 18. Tag verstärkt sich diese Zunahme beträchtlich. Nach einem Stillstand bis zum 20. e-Tag beginnt die Trockensubstanz kurz vor dem Schlüpfen wieder anzusteigen.

a). *Der Trockensubstanzgehalt der Organe während der beobachteten Embryonalzeit* (unveröff. Tab. G)

Was über den Gesamtkörper gesagt wurde, gilt im allgemeinen auch für die einzelnen Organe: Bei den von uns untersuchten Arten zeigt sich fast überall eine Trockensubstanzzunahme der embryonal wachsenden Organe. — Unter den Nestflüchtern fällt besonders die Leber des Hühnchens auf, für deren Trockensubstanz Duyff (1939*b*) wesentlich höhere Prozentwerte ermittelte, als wir sie bei *Anas* und unseren Nesthockerarten feststellten. Auch die von Sutter (1943) für das embryonale Hirn des Hühnchens berechneten Werte sind auffallend hoch. — In der Gruppe der Nesthocker zeigen die Lunge und vor allem das Herz des Sperlings einen teilweise beträchtlich höheren Trockensubstanzgehalt als bei den übrigen Arten.

b). *Über den Trockensubstanzgehalt der Organe während verschiedener Phasen der Postembryonalzeit* (unveröff. Tab. H—L)

Die Leber weist bei den Nestflüchtern am Schlüpftag einen beträchtlich höheren Trockensubstanzgehalt auf als bei den Nesthockern. Die Trockensubstanz des Hirns am Schlüpftag ist bei den von uns untersuchten Nesthockerarten und einigen weiteren Sperlingsvögeln (für die uns früher ermittelte Werte zur Verfügung standen) durchwegs niedriger als bei den Nestflüchtern. — Die Nesthocker zeigen bei allen Organen während der beobachteten Postembryonalzeit einen allgemeinen Anstieg des Trockensubstanzgehaltes, wenn auch teilweise unter Schwankungen. (Für die Nestflüchter standen uns im einzelnen keine entsprechenden Werte zur Verfügung).

Die *postembryonalen Vermehrungsfaktoren* (vor allem für die Trockensubstanz der Nesthockerorgane) sind ein Vergleichsmass für diesen Anstieg (Tab. 21). Die Leber, die bei sämtlichen Arten am Schlüpftag schon von allen Organen den höchsten Wert erreicht hat (was auch für dieses Organ bei den Nestflüchtern gilt), vermehrt ihren Trockensubstanzgehalt bis zum Adultzustand im allgemeinen nur noch schwach. Die übrigen Organe weisen bei den einzelnen

Arten zum grössten Teil höhere Vermehrungsfaktoren auf, die sich besonders beim Hirn der Nesthocker dem Wert 2 stark nähern bzw. ihn leicht überschreiten.

c). Das relative Trockengewicht des Integuments

Wie Tabelle 22a zeigt, übersteigen die bei den Nestflüchtern (besonders bei *Anas*) ermittelten Werte schon während der untersuchten Embryonalperiode beträchtlich die bei den Nesthockern gefundenen Zahlen, was in klarem Zusammenhang mit der schon im Ei in Erscheinung tretenden morphologisch stark verschiedenen Körperbedeckung der beiden Gruppen steht. Huhn und Ente schlüpfen wie sämtliche andere den Ontogenesestufen I und II angehörenden Vögel mit voll ausgebildeten Nestlingsdunen, während bei den von uns untersuchten Nesthockern (Ontogenesestufen VI und VII) das Dunenkleid im Schlüpfzustand mehr oder weniger stark reduziert ist. Ihr Integument weist dementsprechend im Verlauf der vier beobachteten Embryonalabschnitte nur eine geringe Zunahme seines relativen Trockengewichtes auf. Bei der Taube mit ihrer Körperbedunung ist dieses relative Wachstum am stärksten. — Am 2. pe-Tag weist die Ente mit 8 %

TABELLE 21.

Postembryonale Vermehrungsfaktoren für den Trockensubstanzgehalt der Organe bei einigen Nestflüchtern und Nesthockern (nach früher in der Zool. Anstalt Basel ermittelten Werten)

	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Nestflüchter :							
Chrysolophus pictus						1,53	1,42
Phasianus colchicus						1,29	1,73
Coturnix coturnix (n. SUTTER, 1943)						1,41	
Nesthocker :							
Passer domesticus (n. eigenen Werten)						1,58	
Sturnus vulgaris	1,68	1,25	1,22	1,15	1,38	1,93 (n. SUTTER)	1,24
Chloris chloris	2,2	1,39	1,65	2,28	2,5	1,91	1,63
Parus maior	2,15	1,89	1,84	2,31	1,59	1,89	1,74
Troglodytes troglod.	1,55	1,33	1,8	0,93	1,15	1,64	1,95
Hirundo rustica	1,89	1,38	1,3	1,39	1,31	1,91	1,81
Corvus corone	1,92	1,23	1,15	1,04	0,94	1,84	2,16
Pica pica	—	—	—	—	—	2,15	2,08
Apus apus	1,67	1,11	1,54	1,49	1,53	1,5	1,43
Apus melba (n. KOCHER, 1948)	—	—	—	—	—	1,39	—
Falco tinnunculus	1,76	0,81	1,42	1,53	1,72	1,71	1,75

ein 5- bis 8mal höheres relatives Trockengewicht ihres Integuments auf als die Nesthockerarten. (Tab. 22b). Beim Wellensittich erhöht es sich bis zum 6. pe-Tag auf 3,16 %, während es beim Alpensegler am 8. pe-Tag noch stark zurückgeblieben ist. Bei Taube, Sperling und Amsel beträgt das relative Trockengewicht des Integuments am 4.—6. pe-Tag ebenfalls erst ca. 2 %.

TABELLE 22.

Das relative Trockengewicht des Integuments bei Nestflüchtern und Nesthockern (in % des Körper-Frischgewichtes)

a). Embryonalzeit

	Stadium *A*	*B*	*C*	*D*
Nestflüchter:				
Gallus domesticus	% 2,58	4,45	3,44	3,22
Anas platyrh.	2,52	3,7	7,72	8,7
Nesthocker:				
Melopsittacus und.	1,49	1,67	1,92	1,78
Apus melba	0,83	1,11	1,27	1,48
Columba domestica	0,73	0,85	1,2	1,99
Turdus merula	—	1,01	1,52	1,53
Passer domesticus	0,80	0,99	1,09	1,2

Erklärung der Stadien (Bruchteile der Gesamtbrutzeit):
A: 7/10; *B*: 8/10; *C*: 9/10; *D*: Gesamtbrutzeit (Schlüpfreife).

b). Frühe Postembryonalzeit

(Tage)

	Schlüpf-tag	1	2	3	4	5	6	8
Nestflüchter:								
Anas platyrh.	%6,15	6,45	8,0	—	—	—	—	—
Nesthocker:								
Melopsitt. und.	2,17	1,75	1,52	1,56	1,98	—	3,16	—
Apus melba	1,6	—	—	—	—	1,28	—	1,74
Columba domest.	1,97	1,65	—	1,65	2,02	—	—	—
Turdus merula	1,58	1,65	1,35	1,65	1,97	2,04	—	—
Passer domest.	1,43	1,32	1,05	1,35	1,54	1,57	2,3	—

IV. CHARAKTERISIERUNG DER EINZELNEN ENTWICKLUNGSABSCHNITTE

A. Die Embryonalperiode

Bei ihren Untersuchungen am Hühnchenembryo befassten sich einige Autoren auch mit grundsätzlichen Problemen des embryonalen Wachstums der Vögel. So prüfte Haardick (1941) die Frage, ob während der Embryonalzeit bei Vögeln von metamorphoseähnlichen Umwandlungen gesprochen werden könne. Er fand in Übereinstimmung mit anderen Autoren am 10., 14. und 16. Embryonaltag des Hühnchens Maxima der Wachstumsgeschwindigkeit und teilte das embryonale Gesamtwachstum in 5 Stufen ein. Dabei wies er darauf hin, dass mit jedem Übergang zu einer neuen Wachstumsstufe ein Übergang zu einer neuen Gestalt einhergehe und jeweils regressive und progressive Metamorphosemerkmale auftreten. Er spricht bei den einzelnen Stufen z.B. vom morphologischen Formwert des Sauropsiden-, des Vogel- und schliesslich des eigentlichen Hühnerembryos, der sich zwischen dem 14./15. und dem 18. Tag (Stufe IV) nur noch grössenmässig vom schlüpfenden Tier unterscheidet. Die Vorbereitung zum Schlüpfen ist zugleich die Metamorphose vom Wasser- zum Luft- und Landtier. Mit der Aufnahme des Dotters in die Körperhöhle setzt die Resorption der „Larvenorgane" des Dottersack- und Allantoiskreislaufes ein. Dessen grosse Blut- und Lymphmengen, die hierbei in den Körper aufgenommen werden, bewirken eine starke Zunahme des Wassergehaltes.

In Ergänzung der Untersuchungen von Haardick überprüfte Martha Kraicziczek (1956) die Beziehungen zwischen dem Funktionszustand der embryonalen Thyreoidea und den Wachstumsstufen während der Embryonalentwicklung des Hühnchens. Sie beobachtete am 8. Bruttag das erste Auftreten von Schilddrüsenkolloid in den Thyreoideazellen (gleichzeitig mit dem Anstieg der embryonalen Wachstumskurve und mit Beginn der perichondralen Ossifikation), am 11.—12. Tag ein erstes und am 18. Tag ein zweites Funktionsmaximum der embryonalen Schilddrüse und wies nach, dass die Haardickschen Wachstumsstufen und die entsprechenden „Metamorphoseschritte" in ursächlicher Beziehung zur Funktion der Thyreoidea stehen. — Wurmbach (1950) konnte bei der Amphibienlarvenentwicklung nachweisen, dass das Schilddrüsenhormon für die Gewebsentwässerung und Trockengewichtserhöhung verantwortlich ist. Wie Haardick (1941) betont, ist es gerade eine der Hauptaufgaben der Ontogenese, aus einem stark wasserhaltigen, differenzierungsfähigen Gewebe ein stabiles, an Trockensubstanz reiches Gewebe auszubilden. Daraus ergibt sich auch die wichtige Bedeutung der von Kraicziczek festgestellten Thyreoideafunktion im Zusammenhang mit den verschiedenen Wachstumsstufen und der kontinuierlichen Zunahme des Trockensubstanzgehaltes (bis zum 18. Tag) beim Hühnerembryo (vgl. auch Kapitel III, D).

Portmann (1955) nimmt für die Organe der Nestflüchter eine den Reptilienverhältnissen ähnliche Art des Wachstums an: Für verschiedene Organsysteme ist das Wachstum weitgehend isometrisch im Gegensatz zur auffälligen Allometrie wichtiger Organsysteme bei den Nesthockern. — Bei den von uns untersuchten Nestflüchtern *Anas platyrhynchos* und *Gallus domesticus* kann aber während der

Embryonalperiode nicht von einer Isometrie, d.h. von einem allgemeinen Organwachstum annähernd gleicher Geschwindigkeit, gesprochen werden: Ebenso wie bei den Nesthockern wachsen die drei Organgruppen bei den Nestflüchtern in bezug auf das Körperwachstum sehr verschieden schnell.

PORTMANN (1959) weist unter Aufzählung mehrerer ontogenetischer Fakten auf die Bedeutung der Entwicklungsperiode vom 11. bis 14. Bruttag bei Vögeln hin. In diesem Zeitabschnitt erreichen bei Vogelarten mit verschieden langer Brutzeit schon zahlreiche Organe ihre volle Ausdifferenzierung und mehr oder weniger vollständige Funktionsbereitschaft, so dass von einem Zustand „potentieller Schlüpfreife" gesprochen werden kann. — Betrachten wir aber während dieser Periode den Stand der Gewichtsentwicklung der einzelnen Organe in bezug auf ihr Schlüpfgewicht, so lässt sich bei den verschiedenen Arten kein oder nur wenig Zusammenhang erkennen mit dieser in Hinsicht auf andere Fakten so wichtigen Etappe. Bei Arten mit längerer Brutzeit, wie sie auch unter den von uns untersuchten Nesthockern vertreten sind, haben besonders die Stoffwechselorgane um den 13.—14. Bruttag erst einen sehr kleinen Anteil an ihren Schlüpfgewichten erreicht. Beim Huhn fällt lediglich auf, dass Lunge und Augen am 13./14. Embryonaltag bereits auf 60—70% ihres Schlüpfgewichtes angestiegen sind und das Hirn etwa 50% aufweist. Unter den Nesthockern haben beim Wellensittich am 13. Tag Hirn und Augen 50% erreicht bzw. bereits überschritten. Dieselben Organe nähern sich um den 14. e-Tag beim Alpensegler der Hälfte ihres Schlüpfgewichtes, und die Augen der Taube haben am 13. Tag ebenfalls 50% erreicht. Bei der Stockente mit ihrer langen Brutzeit weisen jedoch Hirn und Augen um den 12.—15. Tag mit ca. 10 bzw. 20% noch recht niedrige Werte auf, und ähnliches gilt für das Hirn der Taube, das seinen Anteil vom 12. bis 15. Tag nur langsam von 25% auf ca. 45% erhöht. — Es lassen sich also nur für die *Organe des Nervensystems* bei einigen der von uns untersuchten Arten gewisse *Übereinstimmungen in der Gewichtsentwicklung um den 13.—15. Bruttag* feststellen.

SUTTER (1943) verglich das Wachstum des Hirns und seiner Teile bei einigen Vertretern der Hühner- und Sperlingsvögel und bei der Taube. Er nimmt an, dass bei den Passeres das gesamte embryonale Hirnwachstum etwa den Wachstumsvorgängen in den ersten 2/3 bis 3/4 der Embryonalzeit bei den Phasianidae entspricht, weist aber darauf hin, dass die histologische Differenzierung bei beiden Gruppen schon etwa von 8. Embryonaltag an deutliche Unterschiede zeigt. Das embryonale Körperwachstum verläuft bei den Passeres bedeutend rascher als bei den Phasianidae, so dass das Hirn bei der ersten Gruppe in seiner embryonalen Wachstumsgeschwindigkeit hinter dem Körper zurückbleibt. SUTTER betont, dass diese Verschiedenheit hinsichtlich der Beziehung zwischen Hirn- und Körperwachstum für die Charakterisierung der beiden Wachstumstypen der Nestflüchter und Nesthocker von besonderer Bedeutung ist. Er bemerkt

aber gleichzeitig, dass die hohe Geschwindigkeit des embryonalen Gesamtwachstums zwar ein wichtiges Kennzeichen der Passeres, aber nicht ein generelles Nesthockermerkmal ist. So wachsen z.B. manche Embryonen von Nesthockern, nach deren längerer Brutdauer zu schliessen, langsamer als entsprechende in der Körpergrösse vergleichbare Vertreter der Nestflüchter (Vergleich von *Apus melba* mit *Coturnix coturnix*). Die Hühnervögel bauen während ihrer im allgemeinen längeren Embryonalperiode an gesamter Frischsubstanz ebensoviel, an Trockensubstanz mehr auf und zeigen einen schnelleren Fortschritt in der Gewebedifferenzierung als die Sperlingsvögel. —

Das von SUTTER erwähnte bei den Passeres im Vergleich zu den Phasianiden stärkere Zurückbleiben des embryonalen Hirnwachstums hinter dem Körperwachstum wird in unserem Schema (Abb. 35) nicht besonders deutlich, da das Hirn beider Ontogenesegruppen in der späteren Embryonalzeit gleicherweise negativ allometrisches Wachstum zeigt. Bei Berücksichtigung früherer Entwicklungsabschnitte finden wir jedoch für das Hirn der Nestflüchter auch schwächer positiv allometrisches bis isometrisches Wachstum, so dass die von uns erfassten Werte die Befunde SUTTERS bestätigen.

Die Veränderungen des Trockensubstanzgehaltes während des embryonalen Organwachstums sind besonders im Zusammenhang mit der Hirnentwicklung von Interesse. Beim Nesthockerhirn findet man fast überall eine Abnahme der Trockensubstanz oder zumindest keine bemerkenswerte Zunahme. SUTTER (1943) stellte fest, dass die Trockensubstanz des Hirns beim Huhn schon 4—5 Tage vor dem Schlüpfen einen steilen Anstieg zeigt, dass hingegen beim Hirn des Stars eine ähnlich starke Zunahme erst 7 Tage nach dem Schlüpftag eintritt. Er weist auf den Zusammenhang zwischen dem hohen Trockensubstanzgehalt des Phasianidengehirns am Schlüpftag und dem fortgeschrittenen Zustand seiner Markscheidenbildung hin, und er sieht umgekehrt im geringen Trockensubstanzgehalt im Hirn der schlüpfenden Sperlingsvögel eine Beziehung zu der dort noch stark zurückgebliebenen Myelinisation. Somit wären die Unterschiede im Trockensubstanzgehalt des embryonalen Hirns als Ausdruck eines verschiedenen Differenzierungsgrades bei beiden Gruppen aufzufassen.

In ihren Untersuchungen über das embryonale Wachstum bei Huhn und Taube befasste sich Laura KAUFMAN (1929, 1930) bereits mit dem im Zentrum unserer Arbeit stehenden Vergleich zwischen Nestflüchter- und Nesthockerontogenese. Nach ihren Ermittlungen liegen während der ganzen Embryonalzeit die relativen Gewichte für Herz, Darm und Lunge fast ausnahmslos bei den Tauben höher als bei den Hühnern; die Leber ist bei den Tauben vom 11. e-Tag an relativ leichter und das Hirn während der ganzen Embryonalzeit ebenfalls etwas leichter als bei den Hühnern.

Vergleichen wir die Verhältnisse bei den von uns untersuchten Nesthockern (unveröff. Tab. E) mit den *relativen Gewichtswerten*, die KAUFMAN beim Hühnchen

feststellte, so zeigt sich folgendes: Darm und Leber des Hühnerembryos sind immer relativ schwerer als bei allen unseren Nesthockerarten. Hingegen findet man für die Niere ähnliche oder wenig höhere relative Gewichte bei den Nesthockern, und dasselbe gilt für die Lunge. Die Verhältnisse bei Hirn und Augen sind schon innerhalb der Gruppe der Nesthocker selbst recht verschieden. Das Hirn des Huhns steht durch seine gleichmässigere relative Gewichtszunahme während der Embryonalzeit gewissermassen in der Mitte zwischen den Extremen, welche die Nesthockerarten in dieser Hinsicht zeigen. — Beim zweiten von uns untersuchten Nestflüchter, der Stockente, sind (besonders in der späten Embryonalzeit) die relativen Darmgewichte beträchtlich niedriger als bei den Nesthockern, während das Hirn bedeutend höhere Werte als beim Hühnchen aufweist. So kann bei der Stockente, wenigstens in bezug auf den Darm und das Hirn, die typische Nestflüchtersituation beobachtet werden, die KAUFMAN aufgrund ihrer eigenen Beispiele postuliert hat: schlechtere Ausrüstung mit einem energieproduzierenden Organ, wie es der Darm ist, und demgegenüber (teilweise) bessere Ausrüstung mit einem Organ, das wie das Hirn Energie verbraucht. Diese Verteilung während der fortschreitenden Embryonalzeit der Stockente als Nestflüchter und die umgekehrten Verhältnisse bei den von uns untersuchten Nesthockern werden im Hinblick auf den Schlüpftag und auf die ihm folgende frühe Postembryonalzeit mit ihren bei beiden Gruppen verschiedenen Verhaltensweisen besonders bedeutsam.

B. DER SCHLÜPFTAG

Ein wichtiger Vorgang, der das Schlüpfen des jungen Vogels einleitet, ist neben dem Einziehen des Dottersackes in die Körperhöhle die Aufnahme der Amnionflüssigkeit durch den Embryo. Dessen Gewebe wird mit Lymphe durchtränkt, nachdem das Blut des Allantoissystems in die Körpergefässe aufgenommen worden ist. Die embryonalen Nieren sind zu diesem Zeitpunkt nicht fähig, die grossen Flüssigkeitsmengen zu bewältigen. — POHLMAN (1919/20) untersuchte die quantitativen Verhältnisse bei der mit Flüssigkeit infiltrierten und dadurch ausgedehnten Muskulatur des Hühnchenembryos unter besonderer Berücksichtigung des *Musculus complexus* (dessen Hypertrophie er aber nicht wie KEIBEL mit der Funktion des Eizahns in Zusammenhang bringt). Die besondere Struktur und Lagerung ermöglicht diesem Muskel eine leichtere Aufnahme der Infiltrationsflüssigkeit und deshalb eine stärkere Durchdringung als bei den übrigen Muskeln. Am Beispiel der Beinmuskulatur konnte jedoch nachgewiesen werden, dass die Durchdringung mit Flüssigkeit die Muskulatur des ganzen Embryos betrifft. Bei Beginn der Luftatmung, bei dem die allgemeine Aufschwemmung der Muskulatur wieder nachlässt, wird die Flüssigkeit zum grössten Teil durch die Lungen ausgeschieden. POHLMAN schliesst dies besonders aus der Fähigkeit des frischgeschlüpften Hühnchens, 3 bis 4 Tage ohne Wasser auszukommen, aus der raschen Wasserabnahme und dem Mangel einer deutlichen Nierenexkretion unmittelbar nach dem Schlüpfen.

Das Schlüpfgewicht der Organe bei Nestflüchtern und Nesthockern

Mit dem Schlüpfgewicht der verschiedenen Organe bei den Vertretern der beiden Ontogenesegruppen hat sich Portmann (1938, 1942, 1947) mehrfach eingehend befasst und besonders die Tatsache hervorgehoben, dass bei den Nesthockern am Schlüpftag der prozentuale Anteil des Darmsystems am Körpergewicht gesteigert, der des Hirns vermindert ist und dass die Nestflüchter umgekehrte Verhältnisse zeigen. Das bereits erwähnte in bezug auf das Körperwachstum etwas schnellere embryonale Hirnwachstum bei rangniedrigen Vögeln führt zu entsprechend höheren relativen Hirngewichten am Schlüpftag.

Bei einer Zusammenstellung der relativen Organgewichte (unveröff. Tab. M) ist folgendes zu beachten (worauf auch Portmann, 1947, hingewiesen hat): Sowohl bei Nestflüchtern wie bei Nesthockern vergrössert sich das relative Hirngewicht mit der Verminderung der Körpergrösse einer Art. Streng genommen könnten also nur gleich schwere Vertreter der beiden Gruppen verglichen werden: z.B. die Wachtel (relat. Hirngew. am Schlüpftag: 6,2%) mit dem Alpensegler (2,94%), der Amsel (ca. 4%) und dem Star (3,4%); ferner der Goldfasan (5,3%) mit der Haustaube (2,4—2,8%) und der Rabenkrähe (3%). — Unter diesen Beispielen weisen die Nesthocker am Schlüpftag im allgemeinen höhere relative Darmgewichte auf (Passeres: ca. 11—15%) als der ihnen jeweils gegenübergestellte Vertreter der Nestflüchter (bei denen die Werte zum Teil beträchtlich unter 10% bleiben). — Die Sperlingsvögel mit einem niedrigen Schlüpfgewicht von 0,8—1,0 g (unveröff. Tab. M) zeigen ein ungewöhnlich hohes relatives Hirngewicht (7,2—8,6%). Hier gilt wiederum die Gesetzmässigkeit, dass unter den Warmblütern kleinere Arten unabhängig von der Organisationshöhe der Gruppe ein relativ grösseres Hirn (und auch grössere Augen) besitzen als verwandte grössere Arten.

Sutter (1943) weist auf die Bedeutung des Schlüpftages in der Entwicklung des Phasianidengehirns hin: In den Grössenverhältnissen seiner Teile ist das Hirn des frischgeschlüpften Kükens dem Adultzustand schon recht nahe, und das Gesamthirn selbst hat schon 1/3 bis 1/5 seines Endgewichtes erreicht. Das Hirn der Passeres weist hingegen am Schlüpftag noch einen von der Endform sehr weit entfernten Zustand und erst 1/10 bis 1/20 seines Adultgewichtes auf. Für die Taube als Beispiel eines Nesthockers mit niedrigem Cerebralisationsgrad, deren embryonales Hirnwachstum ähnlich wie bei den Sperlingsvögeln verläuft, findet Sutter weiterhin bezüglich Formzustand und Wassergehalt beträchtliche Ähnlichkeit mit dem Hirn ranghoher Nesthocker am Schlüpftag.

Die Prozentanteile am entsprechenden Adultgewicht, die die einzelnen Organe am Schlüpftag aufweisen, sind bei den einzelnen Arten recht verschieden. Sie zeigen, wie stark unter den Nestflüchtern beim frischgeschlüpften Huhn die Stoffwechselorgane und das Herz (für die Lunge standen uns keine Werte zur

Verfügung) in bezug auf ihr Endgewicht noch zurückgeblieben sind, während das Hirn in dieser Hinsicht weit fortgeschritten ist. Die Stockente nähert sich bezüglich ihres Hirns den Verhältnissen bei den Phasianiden, bezüglich ihrer Stoffwechselorgane (besonders Leber und Niere) und ihrer Kreislauf- und Atmungsorgane den von uns untersuchten Nesthockerarten. — In der Gruppe der Nesthocker übersteigen die Werte für das Hirn am Schlüpftag kaum 10% der späteren Adultwerte. Eine Ausnahme bildet hier die Taube mit 16,6%.

Ein Vergleich des Trockensubstanzgehaltes der Organe am Schlüpftag (unveröff. Tab. I und K) zeigt eine klare Sonderung zwischen Nestflüchtern und Nesthockern nur für das Hirn und für die Leber. — Die Untersuchungen Sutters (1943) über die Trockensubstanz des embryonalen Vogelhirns wurden schon bei der Charakterisierung der Embryonalperiode erwähnt. Am Schlüpftag ist der Trockensubstanzgehalt des Nestflüchterhirns infolge der weiter fortgeschrittenen Myelinisation mit 15—16% deutlich höher als beim Hirn der Nesthocker (8—12%, in wenigen Fällen gegen 13%). Schifferli (1948) bestätigt durch die Ergebnisse seiner Untersuchungen über Markscheidenbildung im Vogelhirn diese Unterschiede im Entwicklungsgrad des Hirns bei Nestflüchtern und Nesthockern: Am Schlüpftag sind beim Huhn und bei der Wachtel, trotz verschieden langer Brutzeit dieser beiden Arten, schon in allen Hirnteilen Markscheiden ausgebildet, während sie bei Star und Elster erst im Stammrest vorhanden sind.

Bei der Leber der untersuchten Nesthocker überschreitet der Trockensubstanzgehalt am Schlüpftag in keinem Fall 30%, während bei den Nestflüchtern die entsprechenden Werte zwischen 30 und 40% liegen (unveröff. Tab. I und K). Dieser Unterschied zwischen den beiden Ontogenesegruppen kann vielleicht in Zusammenhang gebracht werden mit der dem grösseren Energiebedarf des aktiven Nestflüchterjungen angepassten höheren Glykogenspeicherung.

Luise Schmekel (1962) stellte auch hinsichtlich der Blutbildung in der Leber einen wichtigen Gegensatz fest: Bei den Nestflüchtern fehlt eine Lebererythropoiese, während sie bei den Nesthockerarten vorhanden ist. Sie setzt bei den Passeres 1—3 Tage vor dem Schlüpfen ein und dauert bis zum Ende der ersten Postembryonalwoche. Bei Wellensittich, Alpensegler und Taube beginnt sie am Schlüpftag selbst und setzt sich postembryonal noch lange und kräftig fort.

Der Schlüpftag als wichtiger Zeitpunkt des Übergangs vom embryonalen zum postembryonalen Leben, mit dem die beiden extremen Ontogeneseformen sowie Zwischenformen manifest werden, lässt ausser der von uns behandelten verschiedenen Gewichtsentwicklung bestimmter Organe noch viele andere Unterschiede morphologischer und physiologischer Natur erkennen, mit denen sich frühere Arbeiten befasst haben. Von neueren Ergebnisse seien hier nur folgende erwähnt: Nach den Untersuchungen von Schmekel (1962) beginnt die Erythropoiese im roten Mark (Femur) bei den Nesthockern am Schlüpftag, bei den Nestflüchtern lange vorher, d.h. schon am 14. e-Tag. (Das Fehlen einer Lebererythropoiese bei den Nestflüchtern wurde bereits erwähnt.) — Teresa Rogulska (1962) prüfte die embryonale Entwicklung des Skeletts bei Vertretern ver-

schiedener Ontogeneseformen und fand am Schlüpftag wichtige Unterschiede, die hauptsächlich die für die aktiven Bewegungen der Nestlinge massgebenden Skeletteile betreffen: Z.B. beträgt der Ossifikationsgrad des Beines beim Huhn 79%, bei der Möwe 77% und bei der Rabenkrähe 53%. — SCHIESS (1963) analysierte die Verhältnisse bei den Extremitäten schlüpfender Nestflüchter und Nesthocker und fand klare Zusammenhänge zwischen den jeweils vorliegenden unterschiedlichen Proportionen und den am Schlüpftag auf verschiedene Weise einsetzenden Funktionen der Extremitäten bei beiden Ontogeneseformen.

C. DIE POSTEMBRYONALPERIODE

a). Der Begriff der Postembryonalzeit
(vgl. auch Kapitel VI)

SUTTER (1943) definiert die Postembryonalperiode der Vögel als gesamten Zeitabschnitt vom Schlüpfmoment bis zum Wachstumsabschluss und nimmt dabei eine Unterteilung in eine präjuvenile und eine juvenile Phase vor:

1). Die präjuvenile Periode, beginnend mit dem Schlüpftag, ist beim Nesthocker durch starke Abhängigkeit vom Altvogel, rasches Wachstum und noch fehlende Flugfähigkeit charakterisiert. Die Präjuvenilzeit kommt dem Begriff der Postembryonalzeit des Nesthockers i.e. S. gleich. — Der Nestflüchter steht nach dem Schlüpfen der eigentlichen Juvenilform schon sehr nahe und ist in der Postembryonalzeit nur relativ geringfügigen Veränderungen unterworfen, so dass von einer scharfen Trennung zwischen einer früheren Präjuvenil- und einer folgenden Juvenilphase nicht gesprochen werden kann.

2). In der juvenilen Periode hat der Jungvogel seine Flugfähigkeit und Unabhängigkeit erreicht und ist nun in seiner Erscheinung und Lebensweise dem Altvogel sehr ähnlich. —

Die Verhältnisse sind jedoch komplexer, als es diese Definition wiedergibt: Unter den Nesthockerarten ist die Dauer des ersten Abschnittes der Postembryonalzeit sehr variabel, worauf auch HEINROTH (1922) hinweist. Ferner kann diese präjuvenile Periode wiederum in sich selber gegliedert sein (wie es z.B. bei Amsel und Star der Fall ist). Andererseits kann auch bei Nestflüchtern ein besonderer Präjuvenilabschnitt in Erscheinung treten, so z.B. bei der Stockente, wie wir im folgenden Kapitel noch sehen werden.

b). Das postembryonale Organ- und Körperwachstum

Beim Vergleich des postembryonalen Wachstums von Huhn und Taube erklärt KAUFMAN (1930) das schnellere Wachstum bei der Taube z.T. aus der schon am Schlüpftag günstigeren quantitativen Korrelation zwischen energiegewinnenden Organen und dem übrigen Körper. Zu den „inneren Wachstumsfaktoren“ (Funktion und Korrelation der Organe untereinander, Differenzierung

der Zellen) treten im Verlauf der Postembryonalzeit „äussere Wachstumsfaktoren". Bei der Taube findet sich ein steiler Anstieg der Gewichtskurve balp nach dem Schlüpfen und der Eintritt der Inflexion schon während des ersten Monats; beim Huhn erscheint die Inflexion der Kurve erst zwischen dem 3. und 4. Monat und viel weniger deutlich. Mit dem Schlüpftag tritt ein jäher Wechsel der vorher bei beiden Arten fast identischen prozentualen Wachstumsgeschwindigkeit ein, d.h. beim Huhn fällt sie ab, während sie bei der Taube in der ersten Postembryonalwoche stark ansteigt.

Vom zweiten Monat an zeigt dann die Taube eine wesentlich langsameres Körperwachstum als das Huhn. Nach KAUFMAN hängt die Lage der Kurveninflexion ebenso wie die prozentuale Wachstumsgeschwindigkeit bei beiden Arten weitgehend von äusseren Faktoren, besonders von der Ernährung, ab. In den ersten Postembryonalwochen sind die Ernährungsbedingungen bei Taube und Huhn ausserordentlich verschieden: Die passive Ernährung durch reichliche Futterversorgung aus dem Kropf der Eltern ermöglicht der jungen Taube einen Energiegewinn für den Wachstumsprozess und entsprechend rasches Wachstum, während das Hühnchen durch seine aktive und weniger reichliche Ernährung entsprechend viel Energie verliert. Diese Lebensweise ändert sich beim wachsenden Huhn auch in der späteren Postembryonalzeit nicht, und seine Wachstumskurve zeigt demgemäss einen flacheren und gleichmässigeren Anstieg als bei der Taube, die während der dritten Postembryonalwoche mit dem Übergang zu selbständiger Ernährung und bald darauf folgendem Erwerb der Flugfähigkeit einer krassen Umstellung ihrer Lebensweise unterliegt; sie äussert sich im plötzlichen starken Absinken der Wachstumsgeschwindigkeit, das durch den scharfen Knick in der Wachstumskurve eingeleitet wird.

Die Bezeichnung „äussere Wachstumsfaktoren", wie sie KAUFMAN für die besondere Lebens- und Ernährungsweise der beiden verglichenen Arten anwendet, scheint uns dem Sachverhalt nicht ganz gerecht zu werden. Die Abhängigkeit von bestimmten Existenzbedingungen (Brutpflege durch die Eltern), wie sie bei der Taube im Gegensatz zum Huhn vorhanden ist, ist genetisch verankert und wird in der besonderen Ontogeneseform des Nesthockers manifest, in die auch das jeweilige Verhalten der Altvögel eng miteinbezogen ist; es handelt sich somit bei der unterschiedlichen Ernährungs- und Lebensweise von Huhn und Taube um viel mehr als bloss um „äussere Wachstumsfaktoren". PORTMANN (1938*a*) weist mit besonderem Nachdruck auf die Komplexität dieser Zusammenhänge gegenüber der rein physiologisch orientierten Betrachtungsweise hin.

Unserem Aspekt kommt KAUFMAN (1930, 1962) andererseits entgegen, wenn sie am Beispiel der Taube aufzeigt, dass der frischgeschlüpfte spärlich bedunte, blinde und dem erwachsenen Tier sehr unähnliche Jungvogel als „Larve" bezeichnet werden kann und dass die tiefgreifenden Veränderungen in Körperbau und Lebensweise, denen der junge Nesthocker mit beginnender Selbständigkeit

und Flugfähigkeit unterworfen wird, einer Metamorphose (wie sie z.B. die Amphibien zeigen) gleichgesetzt werden kann. Auch PORTMANN (1935, 1938*b*) betrachtet bei den Vertretern seiner Ontogenesestufen VI und VII das Nesthockerjunge mit seinen „larvalen Instinkten" unter diesem Gesichtspunkt und verwendet für die postembryonale Veränderung der Lebensform vergleichsweise ebenfalls den Begriff „Metamorphose"; dabei betont er, dass im Laufe der Evolution auch das Elterntier mehr und mehr von Caenogenesen erfasst wurde, wodurch das für die frühe Postembryonalentwicklung des Nesthockerjungen unentbehrliche überindividuelle Gefüge zwischen Jung- und Alttier entstehen konnte.

SUTTER (1943) geht bei seinen vergleichenden Untersuchungen über das postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln zugleich auf das Wachstum des Gesamtkörpers und der übrigen Organe ein. Er weist darauf hin, dass auch bei Jungvögeln, die wie bei den Phasianiden den Altvögeln schon sehr ähnlich sind, Proportionsverschiebungen der Organgrössen im Vergleich zum Adultzustand zu beobachten sind und das postembryonale Wachstum der einzelnen Organe deshalb auch hier allometrisch verlaufen muss, wenn auch in einer Art gleichsam primär bedingter Allometrie, gegenüber der die wesentlich komplexeren Verhältnisse bei den Nesthockern als abgeleitet betrachtet werden können. — Die Passeres als extrem abhängiger Nesthockertyp sind charakterisiert durch ein auf sehr kurze Zeit nach dem Schlüpfen zusammengedrängtes Gewichtswachstum, das mit Erreichen der Flugfähigkeit im wesentlichen abgeschlossen ist. Das rasche Anfangswachstum der Verdauungs- und Exkretionsorgane dient vor allem der reinen Substanzvermehrung; gleichzeitig steht ihm ein geringer Differenzierungsgrad der Organe des animalen Systems (Hirn und Brustapparat) gegenüber. Aus diesem Gegensatz ergibt sich in der Präjuvenilzeit eine hochgradige Allometrie, die nicht mit den Verhältnissen bei den Phasianiden verglichen werden kann. — Für die als weiterer Nesthocker zum Vergleich herangezogene Haustaube stellt SUTTER eine ebenso extreme Steigerung des präjuvenilen Wachstums von Verdauungs- und Exkretionsorganen und einen im wesentlichen gleichartigen Verlauf des Körperwachstums wie bei den Passeres fest. Für das postembryonale Hirnwachstum ergeben sich jedoch neben für Nesthocker allgemein gültigen Gemeinsamkeiten auch deutliche Unterschiede zwischen der Taube als rangniedrigem und dem Sperlingsvogel als ranghohem Nesthocker. Während das embryonale Wachstumsverhältnis des Hirns zum Körper und das relative Hirngewicht bei beiden Nesthockertypen gleich sind, kommen in der Präjuvenilzeit gruppentypische Verschiedenheiten zum Ausdruck, so ein höherer Wachstumsertrag und stärkere Formveränderungen beim Hirn der ranghöheren Arten. — Beim Vergleich des postembryonalen Hirnwachstums bei Passeres und Phasianiden kommt SUTTER zu dem Ergebnis, dass das Hirn der Sperlingsvögel am Ende der Präjuvenilzeit hinsichtlich Trockensubstanzgehalt und Annäherung an die Adultform etwa dem Entwicklungszustand des Hühnervogelhirns am

Schlüpftag entspricht; gewichtsmässig steht aber das Sperlingsvogelhirn im erwähnten Vergleichszeitpunkt seinem Adultzustand schon viel näher.

Die Ergebnisse unserer eigenen Untersuchungen über das postembryonale Organwachstum bei Nestflüchtern und Nesthockern sind bereits in Kapitel III verglichen worden. — Tabelle 23 gibt noch einen Überblick über die postembryonale Wachstumsdauer der einzelnen Organe und des Körpergewichtes jeder Art bis zum Erreichen (bzw. bereits Überschreiten) der Adultgewichte. Es lassen sich daraus aber nur annähernd vergleichende Schlüsse auf die postembroynale Gesamtwachstumsgeschwindigkeit ziehen, da die prozentualen Anteile am Adultgewicht, welche die einzelnen Organe am Schlüpftag bereits erreicht haben, teilweise recht verschieden hoch sind.

Der Zeitpunkt, zu dem die Adultwerte für Körper und Organe auftreten, konnte nicht in allen Fällen genau ermittelt werden ([—] in Tab. 23). Bei der Taube wird der Adultwert des Körpergewichtes erst nach dem 65. Tag erreicht, beim Sperling jedenfalls erst nach dem 25. Tag; bei der Amsel tritt er möglicherweise zwischen dem 60. und 100., beim Star zwischen dem 50. und 120. Tag auf.

Das Herz wächst bei den Nesthockern (abgesehen vom Wellensittich) von allen Organen am längsten: Im Rahmen der uns zur Verfügung stehenden Postembryonalstadien konnte der Adultwert bei Alpensegler, Sperling und Star noch nicht beobachtet werden; dasselbe gilt für Lunge, Hirn und Augen des Sperlings, die alle ihr Adultgewicht erst nach dem 25. pe-Tag erreichen. Auch das Wachstum der Augen ist nur bei Wellensittich und Amsel um den 25. bzw. 30. Tag beendet, bei den übrigen Arten wesentlich später.

In bezug auf das schon sehr langsame und sich über eine grosse postembryonale Zeitspanne erstreckende Körperwachstum kann das Hirn des Nestflüchters (z.B. beim Huhn) noch beträchtlich langsamer wachsen, um sein Adultgewicht sogar schon etwa drei Monate vor dem Gesamtkörper zu erreichen. Die Nesthocker hingegen sind gezwungen, ihr am Schlüpftag in bezug auf das Endgewicht wesentlich kleineres Hirn durch schnelleres postembryonales Wachstum im allgemeinen in bedeutend kürzerer Zeit bis zum Adultwert zu vermehren. Das Hirn der Stockente benötigt eine ähnlich lange Zeit bis zum Erreichen des Adultgewichtes wie das Hirn von Alpensegler und Taube. Trotzdem kann dieses Organ bei der Ente im Vergleich zu deren Gesamtkörper während der ganzen Postembryonalzeit sehr viel langsamer wachsen ($\alpha = 0{,}35$) als bei den erwähnten Nesthockern, denn es zeigt bereits am Schlüpftag mit 25,3% einen recht hohen Anteil an seinem Adultgewicht. — Bei Alpensegler und Taube erreicht das Hirn erst am ca. 50. bzw. 65. Tag sein Adultgewicht. Für Wellensittich, Amsel und Star stimmt der Abschluss des Hirnwachstums um den Zeitpunkt von ca. 20 Tagen auffallend überein; das Hirngewicht des Sperlings hat hingegen mit 20—25 Tagen erst 87% seines Adultgewichtes erreicht.

TABELLE 23.

Postembryonale Entwicklungszeiten in Tagen bis zum Erreichen der adulten Organgewichtswerte

	Total-gewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen	Nestlings-zeit	Präjuvenil-periode
Nestflüchter:										
Gallus domesticus (n. LATIMER, 1924)	260	160–180	260	260	260	260	180	260	—	♂ 130, ♀ 105 (Abschluss des Schwingenwachstums)
Anas platyrhynchos	60	30	30	30	60	40	60	[100]	—	60 (Abschluss des Schwingenwachstums)
Nesthocker:										
Melopsittacus undul.	25	10	20	8	25	25	20	25	30—35	30—35
Apus melba	30	25	15—17	25	[—]	25	[50]	[—]	45	57
Columba domestica	[—]	10	9—10	7—8	[65]	[40]	65	[—]	ca 20	20
Turdus merula	100	[40]	10	10	100	100	20	30	13—14	35
Passer domesticus	[—]	8—10	14—15	14—15	[—]	[—]	[—]	[—]	13–16(17)	17
Sturnus vulgaris	[—]	6—7	6—7	9—10	[—]	19—22	19	120(?)	19—21	28

Bei den eingeklammerten Zahlen handelt es sich um Zeitpunkte, zu denen der adulte Gewichtswert *annähernd* erreicht wird. — Bei [—] konnte im Rahmen des verfügbaren Materials kein postembryonaler Termin für den Eintritt der adulten Gewichtswerte festgestellt werden.

Versucht man, die in Tab. 23 aufgeführten Zahlen in Zusammenhang zu bringen mit der Dauer der Nestlingszeiten und der nach ihrem Abschluss beginnenden stark veränderten Lebensweise bei den Nesthockerarten, so lässt sich im Überblick folgendes feststellen: Zwischen dem Ende der Nestlingszeit, durch das meistens auch das Ende des ersten Abschnitts der Postembryonalzeit, der Präjuvenilphase, markiert ist, und dem Zeitpunkt, zu dem bei den einzelnen Arten die Adultgewichte von Körper und Organen erreicht werden, besteht kein konstantes Verhältnis, sondern es zeigt sich hier eine beträchtliche Vielfalt: Auftreten des Adultgewichtes für den Gesamtkörper teilweise in der zweiten Hälfte der Nestlingszeit, teilweise erst nach deren Abschluss, für die Stoffwechselorgane früher oder später innerhalb der Nestlingszeit und für die übrigen Organe wiederum zum Teil vor, zum Teil nach dem Verlassen des Nestes durch die betreffenden Jungvögel. — Daraus ergibt sich, dass das Ende der Postembryonalperiode nicht ohne weiteres durch den „Wachstumsabschluss" bezeichnet werden kann, wie es nach der Definition von SUTTER (1943) geschieht: Das Wachstum des Körpers und vor allem der Organe wird beim noch abhängigen Jungvogel oft schon lange vor dem Ende der Nestlingszeit, also noch in der Präjuvenilphase, abgeschlossen.

c). Das postembryonale Übergewicht

Unter dem postembryonalen Übergewicht (PORTMANN, 1935, 1937, 1942, 1955) verstehen wir das Körper- oder Organgewicht, welches das betreffende Adultgewicht bei einer Art im Verlauf der postembryonalen Entwicklung überschreitet; es kann sich allmählich zu einem Maximalwert steigern und dann wieder auf oder unter den Adultwert absinken; auch können sich für ein Organ durch den Wechsel von Gewichtszunahme und -abnahme mehrmals hintereinander solche Übergewichte einstellen. — PORTMANN (1955) macht verschiedene Faktoren für das Auftreten solcher postembryonaler Übergewichte bei Nesthockern verantwortlich: z.B. das rasche Wachstum der Stoffwechselorgane, durch das ein entsprechendes Übergewicht von Darm und Leber entsteht, ferner bei manchen Arten die Bildung von Reservedepots durch Fettablagerungen in verschiedenen Organen oder auch die Kombination beider Möglichkeiten.

Von den eigentlichen postembryonalen Übergewichten sind die sog. postembryonalen Höchstgewichte zu unterscheiden: Körper- und Organgewichte, die sich während der postembryonalen Entwicklung einer Art stark dem jeweiligen Adultgewicht nähern oder es erreichen, es jedoch nicht überschreiten. Sie sinken in der folgenden Zeit wieder ab und können später noch mehrmals auftreten, bevor das erreichte Adultgewicht konstant bleibt.

Das postembryonale Übergewicht bei Sperlingsvögeln wurde schon von BUFFON beobachtet und zu deuten versucht. Er schreibt in seiner „Histoire naturelle des Oiseaux" (1792) in einem Kapitel über die Schwalben (T. 12, pp. 274): „Ce qu'il y a de singulier, c'est que les petits pèsent plus que les père et mère: cinq petits qui n'avoient encore que le duvet, pesoient ensemble trois onces, ce qui faisoit pour chacun trois cents quarante-cinq grains, au lieu que les père et mère ne pesoient à eux deux qu'une once juste, ce qui faisoit pour deux cents quatre-vingt-huit grains; les gésiers des petits étoient distendus par la nourriture, au point qu'ils avoient la forme d'une cucurbite, et pesoient ensemble deux gros et demi ou cent quatre-vingt grains, ce qui faisoit trente-six grains pour chacun; au lieu que les deux gésiers des père et mère, qui ne contenoient presque rien, pesoient seulement dix-huit grains les deux, c'est-à-dire, le quart du poids des autres; leur volume étoit aussi plus petit à-peu-près dans la même proportion; cela prouve clairement que les père et mère se refusent le nécessaire pour donner le superflu à leur petits, et que dans le premier âge les organes prépondérants sont ceux qui ont rapport à la nutrition, de même que dans l'âge adulte, ce sont ceux qui ont rapport à la reproduction. J'ai observé la même disproportion et dans les gésiers et dans les intestins des jeunes moineaux, rossignols, fauvettes, etc."

STRESEMANN (1927-1934) erwähnt, dass „die Gewichtskurve der *meisten jungen ‚Nesthocker'* zunächst ein wenig über das Endgewicht ansteigt. Der Kurvengipfel fällt in die Zeit, welche dem Verlassen des Nestes unmittelbar vorausgeht, und zeigt an, dass der Organismus reichlich Reservestoffe gespeichert hat, die eine weitere Nahrungsaufnahme zunächst überflüssig machen und bei der nun folgenden höheren Muskeltätigkeit bald angegriffen werden."

Im „New dictionary of Birds" (ed. A. Landsborough THOMSON, 1964) wird die Erscheinung des postembryonalen Übergewichtes anderen bei Vögeln vorkommenden Gewichtszunahmen gegenübergestellt: „There may also be differences in weight between adults and full-grown young. In some species, particularly of sea birds, the young put on fat before leaving the nest, and this presumably helps them to survive the difficult post-fledging period; in the Fulmar *Fulmarus glacialis*, for instance, the young bird may be as much as 1¼ times as heavy as an adult. However, before or shortly after leaving the nest, the birds lose this extra weight. The weights of individuals vary considerably in the course of the year. In general, birds tend to increase in weight before migration and before breeding. In the former case, the increase is due to the deposition of special migratory fat, and the amount laid down seems to be proportional to the distance that the bird has to travel in a single flight. Increase in weight (presumably due to the deposition of fat) also occurs before the moult in some species. This is particularly marked among birds such as penguins (Spheniscidae), which may remain ashore (without feeding) for up to 5 weeks, and may then lose up to 50 per cent of their body-weight while moulting (RICHDALE)."

Auf die Verhältnisse bei Pinguinen geht SUTTER (1952) aufgrund der Beobachtungen von WACKERNAGEL (1952) bei der Aufzucht von Brillenpinguinen ein: Während bei anderen Pinguinarten kein Übergewicht im Verlauf der Postembryonalzeit eintritt, überschreitet der Brillenpinguin *(Spheniscus demersus)* im Alter von 3—4 Monaten sein Adultgewicht um 75%. Dieses Übergewicht beginnt erst einzutreten, wenn das Jugendkleid des Vogels schon fast vollständig ausgebildet ist, und wird von SUTTER als „juveniles Übergewicht" bezeichnet — im Gegensatz zum echten „präjuvenilen Übergewicht", das bei vielen Nesthocker-

arten sein Maximum vor oder während der Periode intensivsten Federwachstums erreicht, gewissermassen eine Wachstumsreserve darstellt und hier im Zentrum unserer Betrachtung steht.

Auch PORTMANN (1955) weist darauf hin, dass in unseren Breiten bei vielen Vogelarten im Herbst ein Höchstgewicht entstehen kann, das nicht im eigentlichen Sinne postembryonal (= präjuvenil), sondern „juvenil" ist. — Bereits 1937 hat PORTMANN die Erscheinung des postembryonalen Übergewichtes am Beispiel des Rosenpelikans ausführlich behandelt, bei dem in der 9. Woche ein Maximum erreicht wird. Die in der folgenden Zeit wieder absinkende Gewichtskurve ist um den 98. Tag auf dem tiefsten Stand angelangt, gleichzeitig mit dem Abschluss des Handschwingenwachstums. Beim Pelikan und anderen Arten kann die Bedeutung dieses Übergewichtes nicht in der Anhäufung von Reservestoffen gesehen werden. Auch während der starken Gewichtszunahme wird hier die Fütterung der Jungen durch die Altvögel fortgesetzt, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Sturmvögeln (Tubinares), wo die Jungen nach dem Erreichen des Maximalgewichtes häufig vom Altvogel verlassen werden und so auf eine Nahrungsreserve angewiesen sind. Die verschiedene Bedeutung des Phänomens wird aus solchen Vergleichen ersichtlich. Das postembryonale Übergewicht tritt auch nicht ausschliesslich in der Zeit kurz vor dem Verlassen des Nestes auf, sondern sein Maximalwert kann auch in der mittleren Postembryonalzeit (= Präjuvenilzeit) erreicht werden, in der noch keine Umstellung hinsichtlich der Ernährung und Lebensweise der Jungvögel erfolgt.

BUSSMANN (1937) versucht aufgrund seiner Beobachtungen an wachsenden Schleiereulen ebenfalls eine Deutung des postembryonalen Übergewichtes, das bei dieser Art zweimal auftritt, und zwar zuerst um den 30.—35. Tag und nach folgender Abnahme vom 35. bis 48. Tag zum zweitenmal um den 51./53. Tag. Bis zum 65. Tag, dem Zeitpunkt des Ausfliegens, erfolgt dann eine erneute Abnahme. Das Absinken zwischen beiden Höchstgewichten bringt BUSSMANN mit dem besonders hohen Substanzverlust während der maximalen Ausbildung des definitiven Gefieders in Zusammenhang und den Anstieg zum zweiten Übergewicht mit der Ausbildung der schweren Flugmuskulatur. Der folgende Abstieg zum arttypischen Gewicht wird vom Autor in Beziehung gesetzt zu der um diese Zeit beginnenden stärkeren Aktivität des Jungvogels. Die Hauptbedeutung wird hier dem ersten postembryonalen Übergewicht zugemessen: Eine Anhäufung von Substanzen, die sehr wahrscheinlich im Zusammenhang mit der unmittelbar darauf folgenden Gefiederbildung steht. —

Von besonderem Interesse ist die Frage, welche Organe neben dem Körper oder unabhängig von ihm ein postembryonales Übergewicht erreichen und was die Ursache dafür sein könnte. PORTMANN (1942) stellte unter den Gressores beim Graureiher *(Ardea cinerea)* um den 17. Tag ein Übergewicht für die Leber fest; auch die Niere hat zu diesem Zeitpunkt bereits ihr Adultgewicht erreicht,

während der Gesamtkörper und die übrigen Organe noch beträchtlich zurückgeblieben sind. —

KAUFMAN (1927) und KAUFMAN und NOWOTNA (1934) haben sich durch ihre Untersuchungen über das Wachstum und die chemische Zusammensetzung der Leber bei Tauben mit der Frage eines solchen Übergewichtes einzelner Organe befasst. In der Annahme, dass es sich, analog den Verhältnissen bei gemästeten bzw. hungernden Tieren, bei den während des Wachstums der Leber beobachteten Grössenveränderungen ebenfalls um eine Anhäufung und Erschöpfung von Reservematerial handelt, wurde bei wachsenden und ausgewachsenen Tauben der Gehalt an Wasser, Eiweiss, Fett und Glykogen in der Leber untersucht. Der Vergrösserung des Zellvolumens während der ersten 5 Tage folgt eine Periode intensiver Zellteilung, nach deren Abschluss das Gewicht der Leber aber weiterhin ansteigt, bedingt durch die sich fortsetzende starke Vergrösserung ihrer Zellen. Die folgende Gewichtsabnahme geht dann mit einer Verkleinerung der Leberzellen einher. Hinsichtlich des chemischen Wachstums der Leber während der ersten Wachstumsperiode (Zellvermehrung) ist die Zunahme von Wasser und Eiweiss viel stärker, diejenige von Glykogen geringer als in der zweiten Periode (Zellvergrösserung). Der relative Fettgehalt sinkt im Verlauf des Leberwachstums stetig. Nach der 6. Woche verkleinert sich die Leber, und im Adultzustand weist sie ein Gewicht auf, wie es für dieses Organ beim siebentägigen Nestling vorkommt. Die Leberzellen erwachsener Tauben zeigen nur ein wenig grösseres Volumen als bei frischgeschlüpften Tieren; die während der postembryonalen Volumenvergrösserung der Zellen angehäuften erwähnten Stoffe dienen also vorübergehend als Reservematerial. „Die Gewichtsveränderungen der Leber wachsender Tauben stellen demnach eine komplizierte Erscheinung dar, die einerseits auf 'wahrem Wachstum', andererseits auf Veränderungen des Gehaltes an Reservestoffen beruht."

KAUFMAN (1962) betont, dass die Gewichtsverminderung bei den stark vergrösserten Organen beginnt, bevor der Jungvogel noch das Nest verlassen hat, und nur wenige Tage (28.—32. Tag) anhält. Eine teilweise Erklärung für diese Annahme sieht sie in äusseren Faktoren: Weniger intensive Fütterung durch die Altvögel, die sich für die nächste Eiablage und das Brutgeschäft vorbereiten, und stärkere Aktivität des Jungen nach Verlassen des Nestes. Da aber neben dieser Gewichtsverminderung bei Leber und Darm z.B. der *Musculus pectoralis* weiter zunimmt, kann nicht nur die veränderte Ernährungsweise für die Abnahme der Organe verantwortlich gemacht werden; KAUFMAN nimmt vielmehr in dieser kritischen Zeit die Mitwirkung einer verstärkten Thyroxin-Ausscheidung an, auf welche der erwähnte Muskel und die beiden Organe verschieden reagieren.

Die Ergebnisse unserer eigenen Untersuchungen über das postembryonale Übergewicht von Gesamtkörper und Organen sind in Tabelle 24 zusammengestellt. Dabei handelt es sich jeweils um die erreichten Maximalwerte; das eigentliche Überschreiten des Adultgewichtes ist besonders bei Darm und Leber bei den meisten Arten schon 5 bis 10 Tage vor dem angegebenen Zeitpunkt zu beobachten.

Unter den Nestflüchtern fehlt beim Huhn diese Erscheinung vollständig. Beim Ringfasan *(Phasianus colchicus torquatus)* stellte KIRKPATRICK (1944) das Adultgewicht überschreitende Werte für den Gesamtkörper (210 Tage), für Muskelmagen, Niere und Leber (130—140 Tage) und für die Lunge (150 Tage)

fest, die innerhalb der folgenden 30 Tage wieder vermindert, d.h. auf den endgültigen Adultwert herabgesetzt werden. Dieses Phänomen bei einem Hühnervogel kann wohl nicht ohne weiteres verglichen werden mit den viel früher in Erscheinung tretenden Übergewichten bei der Stockente als weiterem Nestflüchter. Während PORTMANN (1942) bei einem anderen Vertreter der Anseres, dem Höckerschwan *(Cygnus olor)* keinerlei Anzeichen eines postembryonalen Übergewichtes für den Gesamtkörper fand (in der Periode der stärksten Ausbildung des Fluggefieders, d.h. um 100—140 Tage, bleibt das Körpergewicht hier konstant, und mit erlangter Flugfähigkeit ist die Körpermasse noch weit vom adulten Mittelgewicht entfernt), stellen wir für die Stockente im Zeitpunkt ihrer beginnenden Flugfähigkeit, mit 60 Tagen, bereits das adulte Körpergewicht und 40 Tage später ein Übergewicht fest, das am 120. Tag wieder wenig unter 100% abgesunken ist. — Bei *Anas platyrhynchos* erreichen die Stoffwechselorgane um den 30. Tag und die Lunge um den 40. Tag erstmals ihre Übergewichte. Beträchtliche Zeit vor Abschluss des Gefiederwachstums, d.h. mit 40 Tagen, weisen Darm und Leber der Ente die Maximalwerte ihrer Gewichte auf, die als Wachstumsreserve während der intensiven Federentwicklung und damit auch als echte postembryonale Übergewichte, wie sie bei den Nesthockern vorkommen, betrachtet werden können. Die bei der Stockente mit 100 Tagen zum zweitenmal auftretenden Übergewichte von Herz und Lunge hängen vielleicht mit der nun begonnenen Flugtätigkeit zusammen. Dieselbe Erscheinung bei Darm und Leber am 60. bzw. 80. Tag ist nicht ohne weiteres zu erklären. — „Postembryonale Höchstgewichte" (wie wir sie oben definiert haben) treten bei der Stockente für den Gesamtkörper und erstmals für das Hirn am 60. Tag auf, und es kann hier, wenigstens für den Körper, möglicherweise ein Zusammenhang angenommen werden zwischen der mit nun erreichter Flugfähigkeit beginnenden stärkeren Beweglichkeit und der folgenden erneuten Gewichtsabnahme. —

Unter den Nesthockern ist der Wellensittich dadurch gekennzeichnet, dass seine sämtlichen Organe (mit Ausnahme der Augen) beträchtliche Zeit vor dem Flüggewerden des Jungvogels maximale Übergewichte erreichen, darunter die Stoffwechselorgane am frühesten. Für den Gesamtkörper tritt ein entsprechendes Übergewicht erst am 70. Tag ein; zur gleichen Zeit weisen Herz, Lunge und Hirn zum zweitenmal ein maximales Übergewicht auf und bedingen hierdurch vielleicht das hohe Körpergewicht. — Der Alpensegler erreicht die Maxima für alle 3 Stoffwechselorgane einheitlich mit 25 Tagen, also in der ersten Hälfte der 57 Tage dauernden Nestlingszeit. Die beiden Maxima für die Lunge, die beim Nestling ja noch nicht im Zusammenhang mit einer intensiveren Funktion dieses Organs gesehen werden können, haben ihre Ursache vielleicht in der reichlichen Ernährung durch die Altvögel. — Bei der Taube stellen wir für alle Stoffwechselorgane maximale Übergewichte zunächst am 20. Tag fest, also kurz vor dem Zeitpunkt, zu dem das Nest verlassen wird. KAUFMAN (1962) findet für die Leber

TABELLE 24.

Postembryonale Übergewichte (Maximalwerte) bei Gesamtkörper und Organen
(Tage nach dem Schlüpfen)

	Totalgewicht	Darm	Leber	Niere	Herz	Lunge	Hirn	Augen
Nestflüchter: *Anas platyrhynchos*	100	1) 40 2) 60	1) 40 2) 80	60	1) 60 2) 100	1) 60 2) 100		
Nesthocker: *Melopsittacus und.*	70	20	20	1) 10 2) 25 3) 40	1) 25 2) 70	1) 25 2) 70	1) 25 2) 70	50
Apus melba		25	25	25		1) 25 2) 35		
Columba domestica		1) 20 2) 40	20	1) 20 2) 40				
Turdus merula	100	—	(100)	1) 10 2) 30 3) 100		—	1) 30 2) 60	—
Passer domesticus		1) 14 15 2) 20 25	1) 14 15 2) 20 25	1) 14 15 2) 20 25				
Sturnus vulgaris	—	1) 10 2) 120	1) 11–12 2) 16 3) 25 4) 120	1) 28 2) 120	—	—	50	

der Taube mit 21 Tagen ebenfalls ein Maximum an Gewicht, für den Darmtractus hingegen erst am 28. Tag. Bei diesem Organ müsste also die Gewichtszunahme erst nach dem Verlassen des Nestes beginnen, nicht vorher, wie die Autorin betont. Das adulte Körpergewicht wird nach ihren Feststellungen ebenfalls mit ca. 30 Tagen erreicht. In früheren Untersuchungen haben KAUFMAN und NOWOTNA (1934) für die Leber der Taube im Alter von 6 Wochen ein im Vergleich zum Adultwert beträchtliches Übergewicht gefunden, das wir bei unseren eigenen Ergebnissen nicht feststellen können. Hingegen finden wir um diesen Zeitpunkt für Darm und Niere einen zweiten Anstieg zu Übergewichten. — Bei der Amsel zeigt lediglich die Niere innerhalb der Nestlingszeit ein eigentliches postembryonales Übergewicht. Hingegen weisen der Darm und die Leber am 8. bzw. 10. Tag Höchstgewichte auf (Tab. 25), die hier vielleicht dieselbe Bedeutung haben wie das Übergewicht bei der Niere. Das Hirn fällt durch seine das Adultgewicht überschreitenden Werte am 30. und 60. Tag auf, während das Körpergewicht erst mit 100 Tagen seinen Adultwert erreicht (möglicherweise schon vorher, was wir durch Fehlen der Stadien zwischen 60 und 100 Tagen nicht feststellen konnten). — Die Stoffwechselorgane des Sperlings haben alle mit 14—15 Tagen ein echtes postembryonales Übergewicht erreicht. Gesamtkörper und Lunge zeigen um diese Zeit lediglich ein Höchstgewicht, das aber noch beträchtlich unter dem

TABELLE 25.

Vorkommen postembryonaler Höchstgewichte bei Gesamtkörper und Organen
(Tage nach dem Schlüpfen)

	Total-gewicht	Darm	Leber	Herz	Lunge	Hirn
Nestflüchter:						
Anas platyrhynch.	60					1) 60 2) 100
Nesthocker:						
Melopsittacus und.	25					
Apus melba	30			25		
Columba domestica					1) 20 2) 40	
Turdus merula		1) 8 2) 40	10		1) 20 2) 40	
Passer domesticus	14—15				14—15	
Sturnus vulgaris	1) 11—12 2) 16—17			1) 11—12 2) 16—17 3) 53	1) 13—15 2) 19—22 3) 28	

Adultwert liegt. Nach 20—25 Tagen weisen die Stoffwechselorgane zum zweitenmal ein Übergewicht auf. — Der Star zeigt in ähnlicher Weise etwa um die Mitte der Nestlingszeit für Darm und Leber maximale Übergewichte, die mit 160 bzw. 205% auffallend hoch sind; später sinken sie wieder ab, jedoch nicht mehr unter den Adultwert. Das Körpergewicht des Stars wird durch diese hohen Gewichte der Stoffwechselorgane nicht stark beeinflusst. Es zeigt lediglich um den 16.—17. Tag (etwa zur Zeit des Flüggewerdens) ein „Höchstgewicht" (92%) und hat auch mit 120 Tagen seinen Adultwert noch nicht erreicht.

Die „postembryonalen Höchstgewichte" (Tab. 25) treten in der Hauptsache dort auf, wo postembryonale Übergewichte fehlen. Möglicherweise haben diese vorübergehend erhöhten, aber den Adultwert nicht überschreitenden Organgewichte dieselbe Bedeutung im Leben der Jungvögel wie die eigentlichen postembryonalen Übergewichte, d.h. sie sind zum Teil ein Ausdruck für die Ansammlung von Reservestoffen während der präjuvenilen Phase des Vogels, mit deren Hilfe sich die verschiedenen Vorbereitungen für die wichtige Umstellung zur juvenilen Phase vollziehen können.

V. DAS WACHSTUM ALS CHARAKTERISTISCHES UND SPEZIFISCHES ONTOGENESEMERKMAL

PORTMANN setzte sich seit 1935 in seinen Studien über die Vogelentwicklung mit den Möglichkeiten einer evolutiven Deutung der ontogenetischen Tatsachen auseinander und versuchte zugleich auf diesem Wege die phylogenetischen Zusammenhänge der Gruppen zu erhellen. In der Reihe dieser Arbeiten hat der Autor die Akzente verschieden verteilt: Die Studie über „*Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem*" (1935) bildet mit ihrer Charakterisierung von sieben Ontogenesestufen eine wichtige Grundlage für weitere Untersuchungen. In ihr werden auch die Beziehungen zwischen dem Ontogenesetypus und der phylogenetischen Ordnung der Vögel (wie sie sich etwa in den GADOWschen Grossgruppen darstellt) aufgezeigt. Andererseits weist der Verfasser in dieser Arbeit bereits darauf hin, dass die erwähnte Gliederung, der vor allem der jeweilige Zustand des Jungvogels und dessen verschieden starke Abhängigkeit von den Eltern zugrundeliegen, zunächst den Wert einer allgemeinen Übersicht hat. Neben den zur Abgrenzung der einzelnen Stufen besonders hervorgehobenen Merkmalen finden sich noch zahlreiche andere Entwicklungsvarianten, so dass innerhalb jeder Gruppe noch weitere Differenzierungen möglich wären. — Die klare Sonderung der Nestflüchter von den Nesthockern steht in der Studie von 1935 noch im Hintergrund. Innerhalb der erwähnten Grossgruppen finden sich jeweils beide Typen und ihre Übergangsformen. Der Gegensatz der beiden

Jugendformen wird dann zum Mittelpunkt der späteren Arbeiten von PORTMANN, besonders der umfassenden „*Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel*" (1938), wo vor allem Hühner und Sperlingsvögel als Vertreter der beiden Extreme eingehend behandelt werden und die Arten zwischen diesen Typen noch kaum berücksichtigt sind.

Die Notwendigkeit eines Kriteriums für die Ranghöhe der Vögel veranlasste PORTMANN (1924, 1946/47, 1952) zu seinen Cerebralisationsstudien am Vogelhirn, aus denen sich der heutige Stand der Ontogeneseforschung entwickeln konnte. Erst jetzt war es möglich, die Beziehung zwischen Differenzierungsgrad und Entwicklungstypen der Vogelarten klar zu definieren; die Zuordnungen konnten im einzelnen nuanciert und neue Aufschlüsse über die möglichen Evolutionsprozesse gewonnen werden. — 1962 wurden diese Ergebnisse von PORTMANN in seiner Arbeit über „*Cerebralisation und Ontogenese*" nochmals zusammengefasst (unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Säugern): Ein Vergleich der postembryonalen Vermehrungsfaktoren für die Hemisphären des Vogelhirns ergibt die Zahl 5 als Grenzwert zwischen den beiden Ontogeneseformen; die Werte für die Nestflüchter liegen stets unter, die Werte für die Nesthocker über dieser Zahl. Durch dieses Kriterium wäre auch dann eine Sonderung der beiden Entwicklungstypen nach funktionaler Wertigkeit möglich, wenn andere Verschiedenheiten fehlen würden. — Die postembryonalen Vermehrungsfaktoren für den Stammrest des Vogelhirns (2,18—6,73; nach PORTMANN, 1962) überschneiden sich hingegen bei den zwei Formen, d.h. Nestflüchter wie Nesthocker zeigen oft ähnliches postembryonales Wachstum für diesen Hirnteil — eine Tatsache, die mit den elementaren Funktionen des Stammrestes in Zusammenhang steht. — Ein Überblick über die Hemisphären-Indices der Vögel, die ein Ausdruck für die Ranghöhe sind, lässt erkennen, dass hohe Cerebralisation (Hem.-Ind. über 10) stets mit Nesthockerontogenese verbunden ist. PORTMANN hebt aber in seiner zusammenfassenden Arbeit 1962 nochmals besonders hervor, dass sich andererseits niedrige Hemisphären-Indices (von beispielsweise 4) nicht nur bei Nestflüchtern, sondern auch bei einzelnen Nesthockern finden (Bienenfresser, Ziegenmelker, Tauben, Segler; auch einzelne Singvögel). Aus diesem Faktum kann der Schluss gezogen werden, dass sich die Evolution der Vogelontogenese schon auf niederen Cerebralisationsstufen nach verschiedenen Richtungen hin vollzogen hat. Der Entwicklungstypus des Nesthockers ist also in der Stammesgeschichte früher entstanden als die höheren Formen des Zentralnervensystems; er ist mit seinem komplizierten Zusammenspiel zwischen Jung- und Altvogel eine Voraussetzung für die Evolution des Vogelhirns. Die von EDINGER (1950) für die Säuger gefundene *Regel von der evolutiven Präzedenz der Morphogenese gegenüber der Cerebralisation* konnte somit durch PORTMANN (1952, 1962) für die Vögel (wie auch durch Kath. WIRZ, 1954, für die Säuger) auf die *Ontogenese* erweitert werden. Im Sinne von CUÉNOT (1925) könnte in

diesem Zusammenhang die Entstehung des sekundären Entwicklungstypus als eine Präadaptation für die höhere Hirnausbildung bezeichnet werden. —

PORTMANN (1938*a*) erwähnt, dass „der Versuch, das Bild des Evolutionsvorganges für die Ontogenese einer wichtigen Vogelgruppe darzustellen, eine Fülle von bisher ungeordneten Tatsachen in grösseren Zusammenhängen erscheinen lässt, in denen die einzelnen Feststellungen Sinn und Wert erhalten und durch Einordnung überschaubar werden — dass dieser Versuch nicht mehr als ein Bild ist, das einen geheimnisvollen Naturvorgang in den grössten Umrissen zögernd zu erfassen sucht — dass es das Ziel der weiteren Arbeit sein wird, dieses Bild an neuen Tatsachen zu prüfen und umzugestalten." — Das zahlenmässig oft ungenügende verfügbare Material nötigten ihn in manchen Fällen zur Beschränkung auf wenige Beispiele, so dass ihm teilweise lediglich Andeutungen des Sachverhaltes und entsprechende Erklärungsversuche möglich waren. Eine der Hauptaufgaben der vorliegenden Arbeit war es daher, bei verschiedenen Vogelarten durch Gewichtsanalysen von grösserem Umfang und über längere zusammenhängende Entwicklungszeiten hinweg nach ontogenetischen Gesetzmässigkeiten zu suchen, an Hand deren die von PORTMANN erarbeiteten wichtigsten Grundthemen geprüft und ergänzt werden konnten. Die Frage, wieweit unsere neueren Ergebnisse zu Einschränkungen oder Erweiterungen des Entwurfes von PORTMANN führen können, wird uns deshalb in diesem Kapitel noch eingehender beschäftigen. — Im folgenden Überblick werden die durch unsere Wachstumsuntersuchungen festgestellten Fakten für jede behandelte Art auf ihre Bedeutung innerhalb des besonderen Ontogenesemodus und auf ihre „evolutive Wertigkeit" (PORTMANN, 1938*a*) geprüft; daraus ergibt sich dann der Versuch einer erweiterten Charakterisierung der betreffenden Arten nach Gesichtspunkten einer möglichen Evolution. —

Die im folgenden angewandte Numerierung der Nestflüchter- und Nesthockerarten, die von der Reihenfolge der Arten in den beschreibenden Kapiteln abweicht, bringt bereits allgemeinste Linien der Evolution zum Ausdruck. Andererseits sollen die Kontraste, die wir bei den von uns untersuchten Vertretern beider Gruppen festgestellt haben, darvor warnen, allzu einfache lineare Zusammenhänge zu konstruieren.

A. NESTFLÜCHTER

PORTMANN (1935, 1938*a*) zählt eine Reihe von Merkmalen auf, die in Anlehnung an die Ontogenese der primitiven Kriechtiere als gültig für die ursprüngliche Vogelontogenese angenommen werden können (geringfügige Nestanlagen, Fehlen einer Bebrütung durch die Eltern, grosse Eierzahl eines Geleges, lange Dauer der Embryonalperiode, Selbständigkeit der den Eltern ähnlichen Jungtiere, langsames postembryonales Wachstum). Aufgrund dieser

Kriterien ist es möglich, auch die Besonderheiten im Entwicklungsgang rezenter Vögel auf ihre evolutive Wertigkeit zu prüfen.

Unter den lebenden Vogelgruppen finden sich bei den Grossfusshühnern (Megapodidae) die meisten der als ursprünglich zu bewertenden ontogenetischen Eigenschaften vereinigt, darunter z.B. auch das Fehlen eines Dunenkleides beim schlüpfenden Jungvogel (BECKER, 1959), der bereits einfache Konturfedern mit stark entwickelten Schwungfedern trägt; ferner embryonale Entwicklungszeiten und postembryonale Wachstumsgeschwindigkeiten, die zwischen den entsprechenden Verhältnissen bei Reptilien und bei evoluierteren Vogeltypen liegen. — SUTTER (1965) hat das postembryonale Wachstum bei der Megapodidenart *Alectura lathami* verfolgt und festgestellt, dass es erst im zweiten Lebensjahr zum Abschluss kommt. Vergleiche mit den Verhältnissen bei Phasianiden ergaben, dass die Megapodiden auf einer späteren Entwicklungsstufe schlüpfen: Sie unterscheiden sich von den eigentlichen Hühnervögeln durch ein relativ höheres Schlüpfgewicht (4—5% des Adultgewichtes bei *Alectura*, 10% bei *Megapodius*) und durch entsprechend geringere postembryonale Wachstumsgeschwindigkeit.

Aufgrund der oben erwähnten Merkmale bezeichnet PORTMANN (1938*a*) die Ontogenese der Grossfusshühner als die primitivste Entwicklungsart bei den rezenten flugfähigen Vögeln und nimmt sie als Ausgangspunkt für seine vergleichend-ontogenetische Betrachtung und die sich daraus ergebenden Möglichkeiten evolutiver Deutung.

Die Megapodiden werden von PORTMANN (1935) mit den eigentlichen Hühnervögeln in einer ersten Ontogenesestufe als „*Nestflüchter mit früher Flugmöglichkeit*" zusammengefasst. Bei den Hühnern (i.e.S.) ist bereits ein wichtiger Evolutionsschritt über den ursprünglichen Zustand hinaus verwirklicht: Der Körper des Jungvogels ist mit Nestlingsdunen bedeckt — ein Merkmal, das als sekundär betrachtet werden muss. Das Fluggefieder der Hühner zeigt hingegen eine primitive Entwicklungsweise: Die Schwungfedern werden schon früh ausgebildet, so dass sich die Flugfähigkeit während der Postembryonalzeit allmählich und schon beträchtliche Zeit vor dem Erreichen des definitiven Körpergewichtes entwickelt. Der Jungvogel ist auf diese Weise bald nach dem Schlüpfen zu einem sich immer mehr verbessernden Flatterflug befähigt. (Wie SUTTER, 1965, erwähnt, können die Megapodiden schon am ersten Lebenstag, die Phasianiden i.a. mit 1—2 Wochen fliegen, und entsprechend ist bei beiden Hühnergruppen in der frühen Postembryonalzeit das Längenwachstum des Flügelskelettes gegenüber dem der hinteren Extremität bevorzugt.)

1. *Gallus domesticus*

Hemisphären-Index: 3,27; Hemisph.-Vermehrungsfaktor: 4,86 (n. SUTTER, 1943)

Für *Gallus domesticus* gelten die für die Phasianiden im allgemeinen festgestellten Merkmale: Am Schlüpftag zeigt der Jungvogel eine gut entwickelte Orientierungs- und Bewegungsfähigkeit sowie selbständige Nahrungsaufnahme; hingegen fehlt ihm zu diesem Zeitpunkt noch das Flugvermögen, und er benötigt noch Wärmezufuhr und Beaufsichtigung durch den Altvogel. Aufgrund dieser zweiten Gruppe von im Vergleich zu den Megapodidenverhältnissen *sekundären* Ontogenesemerkmalen kann je nach Dauer dieses „abhängigen" Zustandes (SUTTER, 1943, gibt für die von ihm untersuchten Hühnervögel 2—5 Wochen an) bei den Phasianiden die Postembryonalzeit wenigstens andeutungsweise in einen präjuvenilen und einen späteren juvenilen Abschnitt unterteilt werden. — Eine entsprechende Zweiteilung ergibt sich nach den Untersuchungen von SUTTER (1943) auch in bezug auf die Hirnentwicklung der Hühner: Die präjuvenile Periode ist durch eine beträchtliche Vermehrung des Trockensubstanzgehaltes bis fast zum Adultwert des Hirns, also durch einen raschen Fortschritt der Differenzierung dieses Organs, gekennzeichnet, ebenso durch eine gegenüber der späteren Periode stark beschleunigte Annäherung an die endgültige Hirnform. —

Das Haushuhn wurde bereits von PORTMANN (1938*a*) als gut untersuchtes Beispiel für einen Nestflüchter der ersten Ontogenesestufe in den Mittelpunkt der Betrachtung gestellt (unter Verwendung der von LATIMER, 1924, ermittelten Werte). — Das Längenwachstum des Körpers ist bei der Leghornrasse etwa um den 140. (♂) bzw. 106. pe-Tag (♀) abgeschlossen, während das Körpergewicht noch bis etwa zum 260. Tag einen weiteren Anstieg zeigt, der auf der Massenzunahme einzelner innerer Organe und auf Anlagerung von Fett beruht. Das Wachstum der Extremitäten verläuft ähnlich wie das Körperwachstum [1], d.h. die Beine sind zum gleichen Zeitpunkt wie der Körper ausgewachsen, die Flügel mit 130 bzw. 105 Tagen. STREICH und SWETOSAROW (1937) betonen die grossen Unterschiede zwischen dem postembryonalen Extremitätenwachstum beim Huhn und bei der Ente (auf das wir noch näher eingehen werden): Die bald nach dem Schlüpfen flugfähigen Hühnerküken zeigen für vordere und hintere Extremitäten ähnliches Wachstum, und die Schwungfedern der Hühner, deren Anlage schon während der Embryonalperiode erfolgt, sind mit 30 bis 40 pe-Tagen fertig ausgebildet, d.h. zu einem Zeitpunkt, wo bei den Enten ihre Entwicklung erst beginnt. —

[1] Der primitive Charakter dieser Wachstumsart geht auch aus der vergleichenden Betrachtung von KRAMER (1959) deutlich hervor: Er spricht bei „primären Nestflüchtern" (Fische, Amphibien, Reptilien) von einem postembryonal „funktionsgerechten Wachstum" des lokomotorischen Systems, d.h. von einem sich über längere Zeiten erstreckenden Wachstum ohne metamorphoseartige Änderungen des Habitus und der lokomotorischen Prinzipien unter geringer Entwicklungsgeschwindigkeit, und stellt diesem Modus die so ganz andere Wuchsweise bei den Nesthockern unter den Vögeln gegenüber.

Das Extremitätenwachstum verläuft bei *Gallus domesticus* also weitgehend isometrisch. Durch dieses Merkmal wird der primitive Charakter des postembryonalen Wachstums beim Huhn deutlich, wie auch durch die Gleichmässigkeit in der Entwicklung der einzelnen Extremitätenteile, des Skeletts, der Muskeln und der Federn. — PORTMANN (1938*a*) betont, dass Isometrie der Organentwicklung (nach der Definition von HUXLEY und TEISSIER, 1936, Übereinstimmung der Wachstumsgeschwindigkeit eines Körperteiles mit derjenigen des Gesamtkörpers) als Grundzug des Reptilientypus ein Ahnenmerkmal und somit ein primitives Kennzeichen der Vogelontogenese ist.

Nach PORTMANN (1955) ist „diese reptilientypische Wuchsweise auch für viele Vogeljungen vom Nestflüchtertypus charakteristisch; ihr Wachstum ist weitgehend isometrisch für die verschiedenen Organsysteme". Der Autor schliesst hier aus der Isometrie beim Wachstum des Bewegungsapparates mancher Nestflüchter auf entsprechende Verhältnisse auch der anderen Organsysteme. — Prüfen wir das Wachstum der von uns untersuchten Organgruppen beim Haushuhn, so lässt sich hingegen erkennen, dass von einer Isometrie des Organwachstums im Sinne der oben erwähnten Definition nicht ohne weiteres gesprochen werden kann: Nach den aus unseren eigenen und den Werten anderer Autoren ermittelten Ergebnissen wachsen die einzelnen Organe embryonal und postembryonal in bezug auf die Wachstumsgeschwindigkeit des Gesamtkörpers und damit auch untereinander verschieden schnell. Annähernd isometrisches Wachstum tritt allerdings zeitweise auf und dauert bei einzelnen Organen während verschieden langer embryonaler und postembryonaler Entwicklungsabschnitte an (Leber, Niere, Herz, Lunge). Andere Organe, wie Darm, Hirn und Augen, sind jedoch durch ausgesprochen allometrisches Wachstum charakterisiert. Es lassen sich also in bezug auf das relative Organwachstum bei *Gallus domesticus* keine prinzipiellen Unterschiede gegenüber der bei den Nesthockern ausgeprägten Wachstumsform feststellen. — Auch SUTTER (1943) weist darauf hin, dass selbst bei Jungvögeln, die in Erscheinung und Lebensweise den Altvögeln sehr ähnlich sind (Phasianiden), die Grössenverhältnisse der Organe untereinander dem Adultzustand noch nicht entsprechen können (Proportionsverschiebungen infolge der geringen Körpergrösse, starke Beanspruchung der Stoffwechselorgane während des Wachstumsprozesses usw.). Deshalb muss das postembryonale Wachstum auch hier allometrisch verlaufen, d.h. in einer Art gleichsam „primär bedingter Allometrie" im Gegensatz zu den viel komplexeren Allometrieverhältnissen bei den Nesthockern, die als abgeleitet betrachtet werden können.

Bei *Gallus domesticus* sind also bezüglich des relativen Organwachstums die beiden Ontogenesemerkmale auseinanderzuhalten: 1) Klare Isometrieverhältnisse beim Wachstum der Extremitäten, ihrer Teile untereinander, sowie auch des Skeletts, der Muskeln und der Federn als primitives Kennzeichen; 2) Wachstumsallometrien der inneren Organe, die sich zwar von den komplexeren Nesthocker-

verhältnissen (mit dem Auftreten postembryonaler Übergewichte) noch unterscheiden, aber wohl doch bereits als sekundärer Zug aufgefasst werden können. Entsprechende Untersuchungen an anderen Vertretern der Ontogenesestufe I müssten in dieser Hinsicht aber noch weitere Anhaltspunkte liefern. —

Eine Prüfung der Organgewichtsproportionen am Schlüpftag ergibt für das Huhn einen besonders extremen Gegensatz: Während das Hirn (und die Augen) zu diesem Zeitpunkt bereits 28% (bzw. 16%) ihres Adultgewichtes erreicht haben, weisen die übrigen Organe nur Werte zwischen 1,5 und 3% auf, müssen während ihrer postembryonalen Zunahme also eine beträchtliche Wachstumsleistung vollbringen. Das Hirn ist entsprechend den Anforderungen, die an das Nervensystem des unmittelbar nach dem Schlüpfen weitgehend selbständigen Jungvogels gestellt werden, sehr viel weiter entwickelt, benötigt aber bis zum Erreichen seiner Adultgrösse ebenfalls 6 Monate. — Mit dem beachtlichen Gewicht des Hirns beim schlüpfenden Hühnchen geht auch der im spätembryonal rasch angestiegenen Trockensubstanzgehalt sich äussernde hohe Differenzierungsgrad einher, den SUTTER (1943) und SCHIFFERLI (1948) für das Phasianidengehirn am Schlüpftag festgestellt haben. In deutlichem funktionellem Zusammenhang mit dem Verhalten eines extremen Nestflüchterjungen stehend, sind diese Eigenheiten der Hirnentwicklung beim Huhn den primitiven Ontogenesemerkmalen zuzuordnen. Dasselbe gilt wohl für die umgekehrten Verhältnisse bei den Stoffwechselorganen sowie den Kreislauf- und Atmungsorganen: Ihr grössenmässig starkes Zurückbleiben am Schlüpftag und auch noch in der frühen Postembryonalzeit entspricht den relativ geringen Anforderungen, die beim langsam wachsenden Nestflüchter vom Hühnertypus an diese Organe des Aufbaus und Betriebs gestellt werden.

Das postembryonale Wachstum, das nach der Feststellung von PORTMANN (1938*a*) und nach den bereits erwähnten Angaben von SUTTER (1965) bei den Megapodiden sehr langsam verläuft, weist auch bei den eigentlichen Hühnervögeln und somit bei *Gallus domesticus* sowohl für den Gesamtkörper wie für die Organe eine geringe absolute Geschwindigkeit auf: Erst nach 6 bzw. 8—9 Monaten werden beim Huhn die Adultgewichte erreicht (vgl. Tab. 23). Im Vergleich zu den Grossfusshühnern, deren Körperwachstum (wenigstens am Beispiel der von SUTTER, 1965, untersuchten Art *Alectura lathami*) erst im zweiten Lebensjahr zum Abschluss zu kommen scheint, erreicht der Gesamtkörper des Huhns sein Adultgewicht mit 260 Tagen doch beträchtlich schneller (über das Organwachstum der Megapodiden liegen zum Vergleich bis jetzt noch keine Angaben vor), so dass man vielleicht auch in dieser ontogenetischen Eigenschaft bereits eine Entfernung vom primitivsten Nestflüchtercharakter sehen könnte.

Werden noch andere Vertreter der Phasianiden zum Vergleich mit dem Haushuhn herangezogen, so ist nach den Angaben von KIRKPATRICK (1944) für den Ringfasan *(Phasianus colchicus torquatus)* festzustellen, dass er sein Adultgewicht mit 120 Tagen

erreicht. Stoffwechselorgane und Lunge weisen hier mit 130 bis 150 Tagen ein maximales Gewicht auf, das sie mit 170 bis 180 Tagen wieder etwas vermindern. HEINROTH (1924-33) gibt an, dass der junge Fasan am 12. Postembryonaltag zu flattern beginnt.

Die Wachtel *(Coturnix coturnix)*, ein wesentlich kleinerer Vertreter der Phasianiden, etwa einem mittelgrossen Singvogel vergleichbar, erreicht sogar schon mit 50 Tagen (nach HEINROTH, 1924-33) ihr Adultgewicht. Ihr Hirnwachstum ist mit 150 Tagen beendet (SUTTER, 1943); am 11. Postembryonaltag sind die ersten Flatterversuche zu beobachten.

Bei *Gallus domesticus* und mit ihm bei der ganzen Familie der Phasianidae findet sich also neben den erwähnten eindeutig primären eine Reihe von sekundären Ontogenesemerkmalen: Vorhandensein eines Dunenkleides, Betreuung und Wärmen der Jungen durch die Altvögel und noch fehlendes Flugvermögen in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen, wodurch bereits bei den Hühnern die Grundlage für eine Zweiteilung der Postembryonalperiode gegeben ist (die z.B. auch im jeweils verschiedenen Verhalten des postembryonalen Hirnwachstums zum Ausdruck kommt). Ferner zeigt sich eine sekundäre Tendenz innerhalb der Hühnerontogenese durch die bereits vorhandene, wenn auch (nach SUTTER) „primär bedingte" Allometrie beim Wachstum der inneren Organe sowohl vor wie nach dem Schlüpfen und durch den im Vergleich zu den Megapodidenverhältnissen bei den Phasianiden wesentlich früheren Abschluss des postembryonalen Gewichtswachstums (was beispielsweise besonders bei der Wachtel deutlich wird). Die Ontogenese der eigentlichen Hühnervögel hat sich somit durch verschiedene Evolutionsschritte vom extrem primitiven Zustand unter den Vögeln entfernt. Sie könnten deshalb innerhalb der *Ontogenesestufe I* als rangniedrige Nestflüchter mit früher Flugmöglichkeit von den im evolutiven Sinn ganz an der Basis stehenden Grossfusshühnern abgegliedert werden. —

Hier sei noch kurz auf die Kontroverse um die Interpretation der Megapodidenverhältnisse hingewiesen. PORTMANN (1935, 1938*a*) hat die Stellungnahme verschiedener Autoren eingehend behandelt: Das fehlende Brutverhalten bei den Grossfusshühnern hat ebenso gegensätzliche Deutungen erfahren wie die Abwesenheit eines Dunenkleides beim schlüpfenden Jungvogel. Während PORTMANN selbst (wie auch KRAMER, 1953) die Ontogenesemerkmale der Megapodiden als eindeutig primitiv betrachtet, gehen die Ansichten anderer Autoren in verschiedene Richtungen: ASHBY (1929) und STRESEMANN (1927-34) deuten das Fehlen der Bebrütung als eine „Emanzipation" vom Brutzwang und damit als sekundäres Verhalten, während z.B. FRANZ (1924) in dieser Erscheinung einen deutlichen Anklang an die Verhältnisse bei Reptilien sieht; derselbe Autor betrachtet aber den weit fortgeschrittenen Schlüpfzustand des Megapodidenjungen und das Fehlen des Dunenkleides als sekundäres Kennzeichen. Schliesslich sieht CLARK (1960, 1964) im extremen Nestflüchtertum der Grossfusshühner eine Spezialisierung, die sich von phasianidenähnlichen Vorfahren mit weniger weit entwickelten Schlüpfzuständen ableitet. Der Ausgang der sich auch heute noch fortsetzenden Diskussion um diese Fragen hängt von weiteren Forschungsergebnissen ab, die noch neue Kriterien für einen Anschluss der Vögel an die Reptilien in phylogenetischer Hinsicht liefern könnten.

2. *Anas platyrhynchos*

Hem.-Ind.: 6,08; Hem.-Verm.-Fakt.: 4,93.

Die Gänsevögel (Anseres) werden von Portmann (1935) zusammen mit anderen Ordnungen (z.B. Steisshühner, Rallen, Regenpfeifer, Kraniche, Flughühner, Laufhühnchen) als „*früh selbständige Nestflüchter mit Nestlingsdunen und verzögerter Ausbildung der Flugfedern*" unter der Ontogenesestufe II aufgeführt. Wie bereits aus dieser Definition hervorgeht, besteht hinsichtlich der Ausbildung des Fluggefieders und somit des Zeitpunktes beginnender Flugfähigkeit bei den jungen Enten ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Hühnern. — Streich und Swetosarow (1937) weisen darauf hin, dass bei der frischgeschlüpften Ente die hinteren Extremitäten gut, die vorderen hingegen noch kaum entwickelt sind. Die Entwicklung des Flügels setzt erst mit 30—40 Tagen intensiv ein, und durch die nun eintretende höhere Wachstumsgeschwindigkeit dieses Organs im Vergleich zum Bein wird seine bisherige Entwicklungsverzögerung bald eingeholt. Das Wachstum der hinteren Extremitäten ist mit 50 Tagen, das der vorderen mit 60—70 Tagen beendet. Das Extremitätenwachstum der Ente ist sowohl in bezug auf die Wachstumsgeschwindigkeit von Flügel und Bein wie auch der einzelnen Teile des Flügels durch ausgesprochene Allometrie gekennzeichnet und muss im Vergleich zur isometrischen Grundform dieses Vorgangs bei den Hühnervögeln als sekundärer, abgeänderter Prozess betrachtet werden (Portmann, 1938*a*).

Streich und Swetosarow (1937) nehmen auch eine Unterteilung der Postembryonalzeit in zwei Abschnitte vor, in denen sich die jungen Enten sowohl nach ihrer Wachstumsgeschwindigkeit wie auch nach der Art ihrer Bewegung voneinander unterscheiden: Die erste „Periode der juvenalen Entwicklung" ist durch hohe Wachstumsintensität gekennzeichnet und umfasst 70 Tage. Um diese Zeit ist auch das Wachstum der meisten Organe beendet, und die junge Ente gleicht nun äusserlich völlig dem Altvogel. In der anschliessenden zweiten „Periode der definitiven Entwicklung" erfolgen noch Vergrösserungen der Muskelmasse und Veränderungen der Gonaden, die schliesslich zur Geschlechtsreife führen. —

Bei der von uns untersuchten Stockente *(Anas platyrhynchos)* können wir eine entsprechende Zweiteilung der Postembryonalzeit vornehmen: Der zeitlich eng begrenzte Eintritt der Flugfähigkeit mit dem Abschluss des Flügelwachstums um den 60. Tag [1] markiert das Ende einer Präjuvenilperiode, innerhalb derer alle Organe (ausser den Augen) ihr Adultgewicht erreichen (vgl. Tab. 23), was nach unseren Befunden auch für den Gesamtkörper (60 Tage) gilt. Streich und Swetosarow (1937) stellen hingegen für die Dauer des Gesamtwachstums bei

[1] Veselovsky (1953) gibt als Zeitpunkt für das erste Erscheinen der Schwungfedern bei *Anas platyrh.* 32 Tage und für deren Wachstumsabschluss und damit das Erreichen der Flugfähigkeit 60 Tage an, Heinroth (1924—33) hingegen 53 Tage als Beginn der Flugfähigkeit.

Enten 120 Tage fest, und auch PORTMANNS (1938*b*) Befunde sprechen im gleichen Sinn: Die Anseres erlangen ähnlich wie die Gressores innerhalb der Gruppe der Pelargomorphen ihre Flugfähigkeit noch vor dem Erreichen des artspezifischen Gewichtes. — Die Stockente unterscheidet sich jedenfalls deutlich vom Huhn durch die beträchtlich höhere Geschwindigkeit ihres postembryonalen Körper- und Organwachstums und lässt in diesem Verhalten ein sekundäres Merkmal erkennen. —

Auffallend früh im Vergleich zum Huhn weisen in der Präjuvenilzeit nach unseren Ergebnissen die drei Stoffwechselorgane der Stockente mit 30 Tagen schon ihre Adultgewichte auf, d.h. etwa zu einer Zeit, wie wir sie unter den von uns untersuchten Nesthockern auch beim Alpensegler für Darm, Niere und Lunge antreffen (bei dieser Art fällt auch die beginnende Flugfähigkeit etwa mit dem entsprechenden Zeitpunkt bei der Stockente zusammen). Herz, Lunge und Hirn der Ente erreichen mit 40—60 Tagen ihre Adultwerte und sind in dieser Hinsicht mit den entsprechenden Organen der Taube vergleichbar. Wir finden hier also Merkmale, die unter unseren Beispielen sowohl bei einem Nestflüchter der Ontogenesestufe II wie auch bei den zwei rangniedrigen Nesthockern der Ontogenesestufe VI vorkommen: Nestflüchter und Nesthocker sind Extremgruppen in ökologischer Bewertung; ihre Entwicklungsmerkmale überschneiden sich hingegen vielfach.

Ein eindeutig sekundäres Kennzeichen ist das bei der Stockente auftretende *postembryonale Übergewicht* des Gesamtkörpers und der Organe (ausser Hirn und Augen) (vgl. Tab. 24). Diese Besonderheit, die beim Huhn noch vollständig fehlt, tritt bei den von uns untersuchten Nesthockerarten in der Präjuvenilzeit vor allem für die Stoffwechselorgane auf und erscheint bei manchen Passeres auffallend früh und ausgeprägt. Dass die postembryonalen Übergewichte bei der Ente wesentlich später, d.h. zum Teil erst am Ende der Präjuvenilzeit auftreten, steht im Zusammenhang mit dem für die Nestflüchter typischen langsameren Organwachstum. Da sie aber bei den einzelnen Organen, besonders bei Darm und Leber, innerhalb oder doch um den Abschluss der Präjuvenilzeit in Erscheinung treten, ist die Annahme berechtigt, dass es sich hier bei der Stockente um echte postembryonale Übergewichte und damit um ein sekundäres Ontogenesemerkmal handelt.

Die nachembryonale Brutpflege beschränkt sich bei den Enten auf das Führen durch die Altvögel. Der junge Nestflüchter ist hier als Schwimmform spezialisiert, und damit in Zusammenhang steht auch die Ausbildung eines besonders dichten Dunenkleides. Aus den von uns ermittelten Werten für das Trockengewicht des Integuments (in % des Körper-Frischgewichtes) während der Embryonalzeit wird ersichtlich, dass die Stockente bis zum Schlüpftag im Vergleich zum Huhn fast das Dreifache an relativer Trockensubstanzmenge für ihre Körperbedeckung aufbaut. — Eine Kompensation zu dieser starken

Substanzvermehrung des Integuments ist vielleicht im niedrigen relativen Darmgewicht der Ente am Schlüpftag zu sehen: Mit 5,7% liegt dieser Wert beträchtlich unter den entsprechenden Zahlen bei den Phasianiden und den Nesthockerarten (unveröffentlichte Tab. M).

Hinsichtlich des relativen embryonalen und postembryonalen Organwachstums gilt das für das Huhn Erwähnte auch für die Ente: Nur zeitweise wachsen die einzelnen Organe mit annähernd gleicher Geschwindigkeit wie der Gesamtkörper, z.B. Leber und Herz während der untersuchten Embryonalzeit und Leber, Niere und Lunge vom 3.—4. pe-Tag an für eine längere Periode. Das Hirn wächst hingegen ähnlich wie beim Huhn besonders postembryonal auffallend stark negativ allometrisch. Diese bei beiden Nestflüchterarten mit dem Schlüpftag einsetzende und dann fortdauernde stark negative Allometrie des Hirnwachstums findet sich bei den von uns untersuchten Nesthockerarten nach dem Schlüpfen nur wenige Tage lang und wird dann durch nahezu isometrisches oder positiv allometrisches Wachstum abgelöst. Innerhalb der postembryonalen Allometrieverhältnisse ist das in bezug auf den Gesamtkörper bei den Nestflüchtern sehr viel langsamere Hirnwachstum wiederum ein primäres Merkmal.

Das Hirn der Stockente weist während der Embryonalentwicklung im Vergleich zum Hirn des Huhns in einander zeitlich entsprechenden Stadien einen beträchtlich niedrigeren Trockensubstanzgehalt auf, dessen Werte zum Teil mit den bei den Nesthockern in entsprechenden Abschnitten der Embryonalzeit gefundenen übereinstimmen (unveröff. Tab. G). Die Differenzierung des Hirns schreitet also bei der Ente embryonal langsamer fort als beim Hühnchen — ein in sekundärer Richtung weisender Zug in der Entwicklung von *Anas*. Erst am Schlüpftag stimmen die Werte für den Trockensubstanzgehalt des Hirns bei beiden Nestflüchterarten mit 15—16% nahezu überein. — Ein Unterschied zwischen Huhn und Ente zeigt sich auch hinsichtlich der embryonalen Relativgewichte des Hirns (unveröff. Tab. E), die bei *Anas* in allen verglichenen Stadien höher sind und teilweise mit den bei den Nesthockern vorkommenden entsprechenden Werten übereinstimmen. Während sich diese aber gegen den Schlüpftag hin beträchtlich vermindern, erfolgt bei der Ente (ähnlich wie beim Huhn) nur eine geringe Abnahme der relativen Hirngewichte, so dass hier der entsprechende Wert für das Hirn am Schlüpftag mit 4,64% höher liegt als bei allen Nesthockern (mit Ausnahme des Wellensittichs) und damit den Anforderungen der Nestflüchtersituation gemäss ist. Ein während der Embryonalzeit bestehendes sekundäres Merkmal hat sich also im Fall von *Anas* auf den Schlüpftag hin in ein primäres verwandelt. —

In bezug auf die postembryonalen Vermehrungsfaktoren der Organe sind hingegen bei der Ente besonders für Leber, Niere, Herz und Lunge die Werte weitgehend den bei Nesthockern vorkommenden angeglichen; der Darm nimmt

eine Zwischenstellung ein. Der niedrige Wert für das Hirn gehört in die Grössenordnung der bei den Hühnervögeln auftretenden postembryonalen Hirnvermehrungsfaktoren. Unter diesem Gesichtspunkt weist die Stockente also sowohl Nesthocker- wie Nestflüchterzüge auf.

VESELOVSKY (1953) charakterisiert die Ontogenese der Enten stark vereinfachend mit den Worten: „Die Entenküken gehören gleich nach dem Ausschlüpfen zu den höchst entwickelten Jungvögeln, was durch die niedrige Vermehrungszahl der Hemisphären — durch die extrem entwickelten Nestlingsdunen (Protoptilen und Mesoptilen) und durch geringe Abhängigkeit von den Eltern bewiesen wird. — Die ganze postembryonale Entwicklung deutet auf eine archaische Stellung der Enten.“ —

Die am Beispiel der Stockente von uns aufgezeigten Besonderheiten erlauben eine differenziertere Kennzeichnung dieser Nestflüchtergruppe: Das Vorhandensein von stark entwickelten Nestlingsdunen bei der jungen Ente ist im Vergleich zu den Megapodidenverhältnissen eine sekundäre Erscheinung, die hier als Anpassung an das Wasserleben noch intensiviert ist, und die, wenn auch geringe, Abhängigkeit des Kükens von den Eltern weist ähnlich wie beim Huhn über die primitive Grundform völliger Unabhängigkeit hinaus, wie sie sich bei den Grossfusshühnern zeigt. Wie wir gesehen haben, sind ferner neben primären eine ganze Anzahl von *sekundären Ontogenesemerkmalen* vorhanden, die es verbieten, ohne weiteres von einer „archaischen Stellung der Enten“ zu reden: Klare Zweiteilung der Postembryonalzeit, Allometrie des Extremitätenwachstums, Auftreten echter postembryonaler Übergewichte von Gesamtkörper und Organen, teilweise allometrisches embryonales und postembryonales Wachstum der Organe, postembryonale Vermehrungsfaktoren für Stoffwechsel-, Kreislauf- und Atmungsorgane, die weitgehend den bei Nesthockern vorkommenden entsprechen; ferner die im Vergleich zum Hühnchen langsamere embryonale Differenzierung des Hirns, wie sie sich im niedrigeren Trockensubstanzgehalt dieses Organs bei der Ente äussert.

Die Enten können also innerhalb der Ontogensestufe II noch besonders charakterisiert werden: Sie sind in ökologischer Wertung typische Nestflüchter mit einem für diesen Entwicklungsmodus schon relativ hohen Hemisphären-Index, die morphologisch eine bereits durch sekundäre Ontogenesemerkmale gekennzeichnete Gruppe darstellen.

B. NESTHOCKER

Die drei nächsten Ontogenesestufen III—V nach PORTMANN (1935) umfassen Nesthocker, die Übergänge vom Nestflüchtertum über Jugendformen mit grösserer Abhängigkeit von den Eltern (teilweise bis ans Ende der Postembryonalzeit) bis zu blinden Jungvögeln mit wärmendem Dunenkleid und bereits vereinzelt auf-

tretenden neuen cänogenetischen Organen darstellen. In den Stufen VI und VII erreicht schliesslich die Evolution der Ontogenese ihren Höhepunkt: Besonders bei den Vertretern der Gruppe VII steigert sich die Abhängigkeit des Jungvogels zum Extrem; gleichzeitig treten verschiedene postembryonale transitorische Bildungen bei den Jugendformen auf, und durch entsprechende Strukturen und Verhaltensweisen beim Altvogel entstehen komplexe Beziehungen zwischen Jungen und Eltern. Der junge Vogel weicht hier in seiner Erscheinung so stark vom adulten Tier ab, dass er geradezu als „Larve" bezeichnet und diese Form der Ontogenese gleichsam als eine „Metamorphose" betrachtet werden kann, wie PORTMANN (1935) ausführt; auch KAUFMAN (1930, 1962) wendet diese Begriffe auf das Beispiel der Taube an.

Die drei folgenden von uns untersuchten Arten sind alle der Ontogenesestufe VI zuzuordnen als *„beim Schlüpfen blinde Nesthocker mit reduziertem Dunenkleid"*, bei denen durch die im Vergleich zu den vorhergehenden Stufen vermehrte elterliche Fürsorge und komplexe Nistinstinkte das späte Erscheinen der Federn und die Reduktion des eigentlichen Dunenkleides in vielen Fällen kompensiert wird.

Unsere Beispiele stammen aus der Grossgruppe der Alectoromorphae (Taube) und der Coraciomorphae (Alpensegler und Wellensittich). Die grossen morphologischen Unterschiede dieser Vogeltypen bringen auch für die Ontogenesestufe VI eine besondere Vielfalt und liefern daher wichtige Argumente für die Annahme einzelner einander parallel verlaufender Entwicklungslinien.

1. *Columba domestica*

Hem.-Ind.: 4,0; Hem.-Verm.-Fakt.: 8,48.

PORTMANN (1935) weist auf die Problematik hin, welche die phylogenetische Einstufung der Taube bietet. Durch ihre Zugehörigkeit zur GADOWschen Grossgruppe der Alectoromorphae erscheinen die Columbae von den anderen Vertretern des Ontogenesetypus VI abgetrennt. STRESEMANN (1927—1934) hält sie für eine sehr alte Gruppe.

Die von der Felsentaube *Columba livia* abstammende Haustaube bietet als niedrig cerebralisierter Nesthocker ein Beispiel für die erwähnte *Regel von der evolutiven Präzedenz des Ontogenesetypus gegenüber der Cerebralisation.* Ihre Ontogenese zeigt allerdings zahlreiche primäre Merkmale, die oft noch stark an die Entwicklungsweise der Nestflüchter erinnern. So sind bei der frischgeschlüpften Taube die Augen zwar verschlossen, die Gehörorgane aber offen. In der gleichen Richtung weist auch das Verhalten der Jungvögel, die von Anfang an im Gegensatz zu den Sperlingsvögeln eine „gerichtete Aktivität" während der Fütterung zeigen, indem sie den Schnabel des Altvogels selbständig aufsuchen. — Gleichzeitig ist aber die lange Abhängigkeit der Jungen, die etwa 3 Wochen

im Nest bleiben und während dieser Zeit und auch noch später bis zum Erreichen der vollen Flugfähigkeit von den Alten gefüttert werden, ein sekundäres Merkmal der Taubenontogenese. Daneben stellt die beim Altvogel auftretende Kropfmilch eine der oben erwähnten kompensatorischen Bildungen (PORTMANN, 1938*a*) dar, die mit fortschreitender Evolution der Ontogenese als gruppentypische Leistungen entstanden sind und das für die postembryonale Entwicklung des Nesthockerjungen unentbehrliche Zusammenwirken zwischen beiden Individuen verstärken. — Im Zusammenhang mit der intensiven elterlichen Fürsorge steht auch das sekundäre Merkmal einer relativ klar begrenzten Präjuvenilperiode bei der Taube, die mit Erreichen völliger Selbständigkeit einige Zeit nach dem Verlassen des Nestes beendet ist.

Bei der Betrachtung des postembryonalen Organwachstums fällt auf, dass die drei Stoffwechselorgane ihre Adultgewichte schon mit 8—10 Tagen erreichen und jeweils etwa 10 Tage später maximale Übergewichte aufweisen. Neben dem beschleunigten postembryonalen Wachstum dieser Organgruppe, das den entsprechenden Verhältnissen bei den Passeres gleicht, wie bei diesen im Zusammenhang mit der intensiven Fütterung durch die Altvögel steht und somit ein sekundäres Kennzeichen ist, findet sich für Herz, Lunge und Hirn ein Verhalten, wie wir es schon bei der Stockente beschrieben haben: Der wesentlich spätere, ausserhalb der Präjuvenilzeit liegende Wachstumsabschluss dieser drei Organe könnte, wie bereits erwähnt, hinsichtlich seiner Wertigkeit als Ontogenesemerkmal als Zwischenform betrachtet werden.

Das Hirnwachstum der Taube zeigt eine besonders auffallende Vermischung von primären und sekundären Merkmalen: Wie SUTTER (1943) feststellte, hat hier das embryonale Hirn bezüglich Formzustand und Wassergehalt beträchtliche Ähnlichkeit mit dem Hirn ranghoher Nesthocker (wie es hinsichtlich des Trockensubstanzgehaltes auch unsere eigenen Untersuchungen ergeben haben). In der Präjuvenilzeit kommen hingegen gruppentypische Verschiedenheiten zum Ausdruck, so ein höherer Wachstumsertrag und stärkere Formveränderungen beim Hirn der ranghöheren Arten. — Für das embryonale relative Hirngewicht (unveröff. Tab. E) finden sich im Vergleich zu Wellensittich und Sperlingsvögeln bei der Taube deutlich niedrigere Werte. Am Schlüpftag ist ihr relatives Hirngewicht hingegen nesthockertypisch, d.h. ähnlich wie bei der gleich schweren Rabenkrähe und niedriger als beim Goldfasan, der den beiden Nesthockern im Körpergewicht entspricht. In der folgenden Postembryonalzeit (unveröff. Tab. F) verwandelt dann das Hirn der Taube dieses sekundäre Merkmal des Schlüpftags in ein primäres: Die relativen Werte sind am Postembryonaltag auf 0,62% abgesunken und schwanken bis zum Adultzustand nur noch wenig um diese Zahl. Kein anderer der von uns untersuchten Nesthocker zeigt in bezug auf das Hirn ein ähnliches Verhalten — unter unseren beiden Nestflüchtern hingegen vom 30. pe-Tag an die Ente. Dieser eigentümliche Wechsel von primärer und

sekundärer Natur im Verhältnis zwischen Hirn- und Körpergewicht während der Gesamtentwicklung ist unter anderem ein Beispiel für den Mischtypus der Taubenontogenese in evolutiver Sicht.

Der postembryonale Vermehrungsfaktor für das Hirn der Taube (6,15 bzw. 6,4) ist besonders im Vergleich mit demjenigen der ähnlich schweren Rabenkrähe (21,2) ausgesprochen niedrig und weist somit in Richtung der zwischen ca. 3 und 5 liegenden Zahlen bei den Nestflüchtern (Tab. 19). Dieselbe Zwischenstellung kommt auch im relativen postembryonalen Hirnvermehrungsfaktor der Taube zum Ausdruck. Hier liegt also ein weiteres Ontogenesemerkmal von Übergangscharakter vor.

Das Hirnwachstum als Funktion des Körperwachstums verhält sich bei der Taube ähnlich wie bei den übrigen Nesthockern und unterscheidet sich damit deutlich von den Verhältnissen bei Huhn und Ente. Besonders nesthockertypisch ist der postembryonale Übergang von negativ allometrischem zu isometrischem Wachstum (10. pe-Tag).

Für das relative Wachstum der übrigen Organe lassen sich bei der Taube wie auch bei den übrigen von uns untersuchten Nesthockerarten keine markanten Unterschiede gegenüber den beiden Nestflüchtern feststellen. — Die postembryonalen Vermehrungsfaktoren für Darm und Leber der Taube sind deutlich den Nesthockerverhältnissen zugeordnet.

PORTMANN (1935) hat bereits davor gewarnt, aus praktischen Gründen die junge Taube schlechthin als „Vertreter der Nesthocker" zu behandeln. Wie berechtigt dieser Hinweis ist, ergibt sich aus der obigen Zusammenstellung der verschiedenen Ontogenesemerkmale, unter denen sich neben klar sekundären auch noch solche von primärem Charakter finden, besonders in Verbindung mit der Hirnentwicklung und somit auch mit der Ranghöhe der Taube. Ihre Entwicklung zeigt aber auch Eigentümlichkeiten, die man hinsichtlich ihrer Wertigkeit als Ontogenesemerkmal als „Zwischenformen" charakterisieren könnte: Neben einer gewissen Aktivität im Verhalten des Nestlings die erwähnten Besonderheiten im Verlauf des Wachstums einzelner Organe. Zu dieser Kategorie wäre auch der Hemisphären-Vermehrungsfaktor zu zählen, der bei der Taube im Vergleich zu den Werten bei allen anderen Nesthockern am niedrigsten ist.

2. *Apus melba*

Hem.-Ind.: 3,67; Hem.-Verm.-Fakt.: 16,26.

Die Segler gehören innerhalb der Coraciomorphae zur Ordnung der Macrochires (Seglerartige), zu der auch noch die Kolibris zu zählen sind. STRESEMANN (1927—1934) betont, dass eine Anknüpfung der Macrochires an andere Ordnungen nicht möglich ist. Diese isolierte Stellung der ganzen Gruppe lässt den Alpensegler als besonders interessantes Untersuchungsobjekt erscheinen. Dazu kommt noch,

dass diese Art ein klares Beispiel für die *Regel von der evolutiven Präzedenz des Ontogenesetypus* ist: Mit niedriger Cerebralisation ist hier eine ausgeprägte Nesthockerontogenese verbunden, die im Sinne CUÉNOTS (1925) als eine Präadaptation betrachtet werden kann. Wie KOCHER (1948) ausführt, „darf für die weitere cerebrale Evolution ein seglerartiger Ontogenesemodus als eine Vorstufe des höheren passerinen Typus gelten, eine Stufe jedoch, von der aus eine besondere Spezialisation für Segler wie für die nahe verwandten Kolibris erfolgt ist". —

Bezüglich seiner Ranghöhe nimmt der Alpensegler eine eigenartige Mittelstellung zwischen Hühnern und Sperlingsvögeln ein. Seine Ontogenese wird von KOCHER (1948) als Vermischung von Kennzeichen rangniedriger und ranghoher Entwicklungstypen charakterisiert. So können z.B. als rangniedrig gelten: Lange Brutzeit, relatives Fehlen transitorischer Organe beim Nestling, „gerichtete Aktivität" des Jungen beim Fütterungsakt im Gegensatz zu der zunächst „ungerichteten" beim Sperlingsvogeljungen; Merkmale von ranghohem Typus sind dagegen: Versenkung der Federanlagen, Augen- und Ohrenverschluss, völlige Abhängigkeit der Jungen während einer festbegrenzten Präjuvenilzeit, Vorkommen postembryonaler Übergewichte.

Die Jungen des Alpenseglers verlassen ihr Nest meist mit etwa 45 Tagen, halten sich aber bis zur vollen Flugfähigkeit noch in der Nähe auf, wo sie von den Eltern noch weitergefüttert werden. Der Seglerflug erfordert ähnlich wie bei den Schwalben eine beträchtliche Zeit bis zum Abschluss des Schwingenwachstums, und die Präjuvenilperiode beträgt im Durchschnitt 57 Tage (ARN, 1960). Sie lässt sich gewissermassen auch beim Alpensegler, ähnlich wie unter den Passeres bei der Amsel, in zwei Abschnitte unterteilen.

Innerhalb des ersten Abschnittes, d.h. bis zum Verlassen des Nestes, erreichen Darm, Niere und Lunge mit 25 Tagen und die Leber schon mit 15—17 Tagen ihre Adultgewichte. Bei den drei ersten Organen handelt es sich gleichzeitig um postembryonale Übergewichte; bei der Leber tritt ein solches mit 25 Tagen ebenfalls in Erscheinung. — In bezug auf die gesamte Präjuvenilperiode werden also die Adultgewichte für die Stoffwechselorgane beim Alpensegler zu einem relativ ähnlichen Zeitpunkt erreicht wie bei der Taube (Tab. 23). Die maximalen Werte der postembryonalen Übergewichte dieser Organe treten hingegen bei *Apus* relativ wesentlich früher auf, d.h. schon vor der Mitte der Präjuvenilzeit, während sie bei der Taube erst gegen deren Ende erscheinen (Tab. 24). Hierdurch wird der sekundäre Charakter des postembryonalen Organwachstums (Stoffwechselorgane) beim Alpensegler noch deutlicher. —

Im Hirnwachstum des Alpenseglers sind wie bei der Taube primäre und sekundäre Kennzeichen vermischt. KOCHER (1948) erwähnt aufgrund seiner genau konstruierten Allometriekurve, dass beim Alpensegler vom 12. e-Tag an ein dreifacher Wechsel der Wachstumskonstanten (0,56—0,75) festzustellen ist

— eine Erscheinung, die in verstärktem Mass beim embryonalen Hirnwachstum des Huhns auftritt und beim Star wie auch bei den übrigen von uns untersuchten Nesthockern fehlt, wo die Beziehung zwischen Hirn- und Körperwachstum während des beobachteten Embryonalabschnitts konstant bleibt. Unter diesem Gesichtspunkt könnte das embryonale Hirnwachstum bei *Apus* als primär bewertet werden — allerdings nur innerhalb der bedeutsameren Erscheinung, dass das Hirn des Alpenseglers in nesthockertypischer Weise embryonal stets negativ allometrisch wächst. — Nach der ersten Postembryonalwoche weist der Alpensegler für sein Hirn von allen Nesthockern die niedrigste Wachstumskonstante ($\alpha = 0,865$) auf und nimmt hier eine gewisse Sonderstellung ein. Von den Nestflüchtern mit ihrem stark negativ allometrischen Hirnwachstum während der ganzen Postembryonalzeit unterscheidet er sich jedoch deutlich. — Als sekundäres Merkmal ist hier auch der hohe postembryonale Vermehrungsfaktor für das Gesamthirn des Alpenseglers zu erwähnen (8,94 bzw. 10,52 nach Kocher), ebenso der entsprechende relative Vermehrungsfaktor. Beide Werte liegen beträchtlich über den für die Taube festgestellten und lassen sich in die Reihe der bei vielen anderen Nesthockern (Sperlingsvögel) beobachteten entsprechenden Zahlen einordnen (Tab. 19 u. 20). Der Mauersegler, *Apus apus*, hat zwar einen ähnlich niedrigen postembryonalen Vermehrungsfaktor für das Hirn wie die Taube; durch sein geringeres postembryonales Körperwachstum entsteht aber dann ein relativer postembryonaler Hirnvermehrungsfaktor von ausgesprochen sekundärem Charakter, wie der Vergleich mit den bedeutend niedrigeren entsprechenden Werten bei den Nestflüchtern (Tab. 20) zeigt. —

Kocher (1948) führt weitere sekundäre Kennzeichen in bezug auf die Hirnentwicklung beim Alpensegler an: Eindeutig nesthockertypisch sind der postembryonale Vermehrungsfaktor für den Stammrest (4,73), das geringe relative Schlüpfgewicht des Hirns (2,94% nach unseren Ergebnissen, 2,1% nach Portmann, 1942), mit dem auch die am Schlüpftag noch sehr einfache innere Differenzierung des Alpenseglerhirns in Korrelation steht und das durch den entsprechenden hohen Wert für den Darm (11,74% bzw. 14,64% nach Portmann, 1942) kompensiert wird. Ferner stimmt die postembryonale Entwicklungsweise des Hirns und der Hirnteile in allgemeinen Zügen mit derjenigen eines hochzerebralisierten Sperlingsvogels, z.B. des Stares, überein. — Nach den Werten von Kocher (die beträchtlich höher liegen als die von uns ermittelten) ist der Trockensubstanzgehalt des Alpenseglerhirns am Schlüpftag hingegen mit den entsprechenden Verhältnissen bei den Nestflüchtern (unveröff. Tab. H u. I) zu vergleichen, d.h. er ist mit 14,3% beträchtlich höher als bei den übrigen Nesthockern. Der postembryonale Vermehrungsfaktor für diesen Trockensubstanzgehalt gleicht ebenfalls den Werten, wie sie bei Nestflüchtern vorkommen (Tab. 21). Ganz ähnliche Verhältnisse weist in dieser Hinsicht der Mauersegler auf, und man kann also bei den beiden niedrig zerebralisierten Seglerarten den Zustand

des Hirns bezüglich seiner im Vergleich mit anderen Nesthockern weit fortgeschrittenen Myelinisation am Schlüpftag als primär bezeichnen.

Die Charakterisierung der Alpensegler-Ontogenese, wie sie KOCHER (1948) durchgeführt hat, lässt sich durch die Ergebnisse unserer Untersuchungen noch präzisieren: Im Überblick zeigt sich, dass sekundäre Merkmale deutlich überwiegen, was besonders in bezug auf das Wachstum der Stoffwechselorgane gilt, aber auch für die Hirnentwicklung zutrifft, wenn sie in ihren Einzelheiten betrachtet wird.

3. *Melopsittacus undulatus*

Hem.-Ind.: 7,4; Hem.-Verm.-Fakt.: 19,4.

Der Wellensittich unterscheidet sich von den beiden anderen Vertretern der Ontogenesestufe VI durch seine wesentlich höhere Cerebralisation. Ausserdem fällt bei ihm der hohe Quotient aus den postembryonalen Vermehrungsfaktoren von Hemisphären und Stammrest (4,46) auf, wie er in dieser Grössenordnung unter den Passeres nur bei den Rabenvögeln vorkommt (Tab. 19). — Die Papageien sind neben den Corviden Vögel mit dem höchstentwickelten Assoziationsvermögen. Ihre systematische Stellung ist dadurch gekennzeichnet, dass sie keine näheren Verwandten haben (STRESEMANN 1927—1934). PORTMANN (1935) hebt diese isolierte Stellung der Psittaci in seiner vergleichenden Übersicht durch deutliche Abgrenzung ebenfalls hervor.

Die beim Schlüpfen blinden und extrem hilflosen Jungen des Wellensittichs werden durch die Altvögel mit ausgewürgtem Kropfinhalt gefüttert. Die Beobachtung des Fütterungsaktes bei einem Ara-Bastard, wie sie LANG und STAMM (1957) erwähnen, ergibt, dass sich die Nestlinge der Papageien in der frühen Postembryonalzeit bei der Futteraufnahme ausserordentlich passiv verhalten: Der Oberschnabel des Jungen wird vom Schnabel des Altvogels in die Höhe gehoben, und gleichzeitig wird mit der Zunge das Futter eingeführt. Dieses passive Verhalten, durch das sich die jungen Papageien von den Nestlingen der Tauben und Segler beträchtlich unterscheiden, ist ein ausgesprochen sekundäres Merkmal ihrer Ontogenese. —

Die Präjuvenilperiode ist beim Wellensittich mit 30—35 Tagen beendet, wo die Jungen mit erlangter Flugfähigkeit das Nest verlassen. Der Gesamtkörper und sämtliche Organe erreichen innerhalb dieser Periode ihre Adultgewichte, darunter Darm und Niere mit 10 bzw. 8 Tagen ähnlich früh wie die Stoffwechselorgane der Taube. Maximale postembryonale Übergewichte treten für alle Organe (ausser den Augen) beim Wellensittich ebenfalls innerhalb der Nestlingszeit auf, d.h. mit 20 bis 25 Tagen, für die Niere bereits mit 10 Tagen. STRESEMANN (1927—1934) spricht von einer „langsamen postembryonalen Entwicklung“ der Papageien

— ein Begriff, der in bezug auf die relativ lange Dauer der Nestlingszeit Geltung haben mag, nicht aber für das postembryonale Körper- und Organwachstum, das beim jungen Wellensittich teilweise schon früh in der Präjuvenilzeit seinen Abschluss erreicht und sich somit deutlich sekundär verhält. —

Besonders auffallend ist hierbei auch der frühe Abschluss des *Hirnwachstums* um den 20. Tag, wie wir ihn sonst nur bei den Sperlingsvögeln finden. Auch das relative Wachstum des Hirns gleicht den Verhältnissen bei den von uns untersuchten Passeres: Das einheitliche negativ allometrische Wachstum während der vom 13. Tag an untersuchten Embryonal- und der frühen Postembryonalzeit schlägt am 4. pe-Tag in nahezu isometrisches Wachstum um. — Das relative Hirngewicht am Schlüpftag liegt beim Wellensittich mit 7,75% bezw. 6,3% in derselben Grössenordnung wie bei gleich schweren Sperlingsvögeln. Ähnlich hoch wie bei diesen Nesthockern ist auch der Trockensubstanzgehalt des Wellensittichhirns am Schlüpftag, und der postembryonale Hirnvermehrungsfaktor ist mit 9 ebenfalls den Verhältnissen bei vielen Passeres (Tab. 19) angeglichen.

Im Überblick lassen sich also für die Ontogenese des Wellensittichs nach unseren Ergebnissen lauter sekundäre Kennzeichen feststellen, von denen das oben für die Papageien beschriebene passive Verhalten des Nestlings bei der Futteraufnahme möglicherweise noch als stärker abgeleitet betrachtet werden kann wie das Sperren der jungen Passeres.

Ein Vergleich der drei Vertreter der Ontogenesestufe VI zeigt zunächst einmal zahlreiche Gemeinsamkeiten im Sinne der Definition dieser Gruppe nach Portmann (1935). — Zur Ergänzung können hier noch die zum Teil bereits erwähnten Ergebnisse der Untersuchungen von Schmekel (1962) über die embryonale und früh postembryonale Erythropoiese an verschiedenen Blutbildungsorten der Vögel angeführt werden: Die Autorin stellt hier primär zu bewertenden Erscheinungen der Hämopoiese solche von sekundärem Charakter gegenüber. Während die Blutbildung bei Huhn und Ente rein primär erscheint (analog den Reptilienverhältnissen lange Dottersackerythropoiese, fehlende Lebererythropoiese usw.) weisen Taube, Alpensegler und Wellensittich in dieser Hinsicht gleichzeitig Merkmale von beiden Wertigkeiten auf. Bei Wellensittich und Taube wird die primäre lange Dottersackhämopoiese (bis zum 22./24. Entwicklungstag) unmittelbar von der entsprechenden Tätigkeit des Knochenmarkes abgelöst; beim Alpensegler hingegen nicht, und es bleibt bei dieser Art zunächst fraglich, wieweit ihre ebenso lang andauernde Blutbildung im Dottersack als Erscheinung von ursprünglich langer Dauer oder als sekundäre Entwicklungsverzögerung zu bewerten ist. *Apus* nimmt somit eine Sonderstellung zwischen Wellensittich und Taube einerseits und den Passeres mit ihrem ausgeprägt sekundären Blutbildungscharakter andererseits ein. Alle drei Nesthockerarten

der Ontogenesestufe VI weisen hingegen als sekundäres Merkmal eine lange und starke postembryonale Lebererythropoiese auf.

Den gemeinsamen Zügen in der Ontogenese der von uns untersuchten Arten, die eine Zusammenfassung in der Gruppe VI rechtfertigen, lassen sich aber auch zahlreiche Unterschiede gegenüberstellen; es liegt deshalb nahe, eine Abgrenzung zwischen der Taube und dem Alpensegler einerseits und dem Wellensittich andererseits und damit eine differenziertere Definition der Ontogenesestufe VI zu versuchen (vgl. Kapitel VI). Diese Gruppe enthält Ordnungen (Tauben, Segler), für die neben der bereits von PORTMANN (1935) durchgeführten Charakterisierung noch folgende Merkmale gelten: Niedrige Cerebralisation, die einen typischen Fall der Regel von der evolutiven Präzedenz der Ontogenese darstellt; eine Nesthockerentwicklung mit Vermischung primärer und sekundärer Züge. — Gleichsam am entgegengesetzten Pol der Stufe VI findet sich eine Ontogeneseform wie die des hoch cerebralisierten Wellensittichs, die von ausgesprochen sekundärer Natur ist. Besonders die extreme Hilflosigkeit der Jungen lässt daran denken, diesen Ontogenesemodus auf die gleiche Ebene wie bei den Sperlingsvögeln zu stellen oder ihn sogar als noch stärker abgeleitet zu bewerten.

Die drei von uns untersuchten Vertreter der Sperlingsvögel gehören der Ontogenesestufe VII an als *„beim Schlüpfen blinde, sperrende Nesthocker mit reduziertem Dunenkleid“*. Die Vertreter dieser Gruppe weisen alle Merkmale der in der Stufe VI zusammengefassten Formen auf; ihre Entwicklung ist darüber hinaus aber noch durch das „Sperren“ der Nestlinge charakaterisiert, ein Verhalteni das in enger Verbindung mit entsprechenden Instinkten der Elterntiere steht, Das präzise Zusammenwirken zwischen Jung- und Altvögeln bezieht sich dabe. auch oft noch auf andere Handlungen, wie z.B. die des Kotwegnehmens. —

PORTMANN (1938*a*) stellt die Ordnung der Passeres als Kontrast zum primären Typus der Hühner in das Zentrum seiner Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung der Vögel. Er hält sie für einen besonders günstigen Ausgangspunkt für seine vergleichende Betrachtung, weil ihre evolutive Wertung als hochentwickelte Gruppe wohl nicht zu bezweifeln ist. Ihre Ontogenese lässt im Vergleich zu den Verhältnissen bei den Hühnervögeln den gewaltigen Evolutionsschritt ahnen, durch den der Entwicklungsgang umgestaltet worden ist. Merkmale einer solchen evoluierten Ontogenese sind: komplizierte Nestbauinstinkte bei den Altvögeln; geringe Eierzahl eines Geleges (meist unter 10); kurze Brutdauer (in der Regel unter 20 Tage); den Eltern sehr unähnliche, mit besonderen Jugendorganen ausgestattete Jungtiere, die bis zum Erreichen ihrer Flugfähigkeit auf die Betreuung durch die Alten angewiesen sind; rasches postembryonales Wachstum der Jungvögel; ausgeprägte Allometrie des Organwachstums, die sich auch im Auftreten postembryonaler Über- oder Höchstgewichte äussert. Weitere von PORTMANN (1938*a*) ausführlich behandelte Besonderheiten dieses sekundären

Entwicklungsmodus sind die Art der Gefiederbildung mit ganzer oder teilweiser Unterdrückung der Dunenbildung, der zeitlich ein intensives Wachstum der Stoffwechselorgane entspricht — wobei man in diesem gegensätzlichen Verhalten zweier Organgruppen einen für die evoluierte Ontogeneseform charakteristischen Kompensationsvorgang sehen kann; ferner eine mit der gehemmten Gefiederentwicklung einhergehende Verzögerung in der Ausbildung des Flügels, dessen endgültige Gestaltung in die spätere Postembryonalzeit verlegt wird und sich oft auch nach dem Flüggewerden noch in geringem Masse fortsetzt, so dass in dieser Hinsicht der Unterschied gegenüber den primitiven Nestflüchterverhältnissen, wie sie z.B. bei Hühnern vorkommen, besonders deutlich wird. Die gegen Ende der Embryonalzeit erfolgende Versenkung der Federanlagen ist ein mit dem frühen Zeitpunkt des Schlüpfens in Zusammenhang stehender Vorgang, dem auch die beschleunigte Ausbildung der Augenlider und der vorübergehende Verschluss des Aussenohres zugeordnet ist — Prozesse, die alle die Aufgabe haben, den sich entwickelnden Federn und Sinnesorganen das in diesem Stadium noch notwendige feuchte Milieu zu sichern, das bei primitiven Ontogeneseformen durch die Amnionflüssigkeit gewährleistet ist. —

Die Ontogenese der Passeres ist somit gekennzeichnet durch eine Häufung von „Organen mit sekundärer Bildungsweise" (PORTMANN, 1938*a*), d.h. von Organen und Strukturen, die hinsichtlich Gestaltungsart und zeitlicher Verschiebungen von den bei primitiven Ontogenesetypen auftretenden „Organen mit primärer Bildungsweise" stark abweichen. —

PORTMANN (1938*b*) betont auch noch, dass es bei der Betrachtung der Sperlingsvögel besonders gilt, den durch seinen „Larven"-Charakter in bezug auf seine arttypische Umgebung disharmonisch wirkenden Jungvogel zusammen mit dem Altvogel als eine Einheit zu sehen, als ein überindividuelles Gefüge, dem das als Einzelwesen unharmonisch erscheinende Jungtier harmonisch eingeordnet ist.

4. *Turdus merula*

Hem.-Ind.: 6,67; Hem.-Verm.-Fakt.: 13,98.

Die Postembryonalentwicklung der Amsel ist durch eine besondere Zweiteilung der *Präjuvenilzeit* charakterisiert: Die Jungen verlassen im Alter von 13—14 Tagen das Nest und sind zu diesem Zeitpunkt, der den ersten Teil ihrer Präjuvenilperiode beendet, noch nahezu flugunfähig. Wie E. u. J. MESSMER (1956) erwähnen, konnten aber um den 15.—16. Tag auch schon erste Flugversuche beobachtet werden, und um den 20. Tag beginnen die Jungvögel selbständig Nahrung aufzunehmen. Mit 35 Tagen erreichen sie mit der fertigen Ausbildung ihres Grossgefieders ihre volle Selbständigkeit. — Am Ende der relativ kurzen eigentlichen Nestlingszeit ist also die junge Amsel hinsichtlich Gestaltung und Funktionen noch weit vom Adultzustand entfernt. In diesem Zusammenhang

kann auch die Tatsache gesehen werden, dass innerhalb der Nestlingszeit nach unseren Ergebnissen nur Leber und Niere ihre Adultgewichte erreichen, das Hirn erst mit 20 Tagen und die übrigen Organe und das Gesamtgewicht noch später (Tab. 23). — NOVOTNY (1958) stellte fest, dass die postembryonale Wachstumskurve der Amsel nicht dem von PORTMANN (1942) für die Nesthocker abgegrenzten Typus entspricht: Sie zeigt keine Steigerung über den Durchschnittswert bei normalen Individuen während des maximalen Wachstums der Schwungfedern — eine Eigenschaft, die wahrscheinlich artspezifisch und abhängig vom Milieu des postembryonalen Lebens der Amsel ist. — Nach unseren eigenen Untersuchungen findet sich unter den Stoffwechselorganen nur für die Niere der Amsel ein eigentliches postembryonales, d.h. präjuveniles Übergewicht um den 10. Tag, das mit 30 Tagen nochmals in Erscheinung tritt. Das Hirn zeigt ebenfalls um den 30. Tag einen solchen Wert. — Hingegen treten für Darm und Leber mit 8 bzw. 10 Postembryonaltagen „Höchstgewichte" auf, die sich bis zum 20. Tag wieder vermindern. Diese vorübergehend erhöhten Gewichtswerte für die drei Stoffwechselorgane scheinen zu den Vorbereitungen für das einige Tage später eintretende Ende der Nestlingszeit zu gehören. —

Das embryonale und postembryonale Hirnwachstum wie auch die Trockensubstanzverhältnisse des Hirns sind bei der Amsel ausgesprochen nesthockertypisch, wie es schon für den Wellensittich beschrieben wurde. — Beim Darm fällt der hohe postembryonale Vermehrungsfaktor von 18,9 auf; er ist in dieser Grössenordnung unter den Passeres (unveröff. Tab. A) nur noch bei der Rabenkrähe zu finden und muss als artspezifische Erscheinung bei der Amsel betrachtet werden.

5. *Passer domesticus*

Hem.-Ind.: 7,22; Hem.-Verm.-Fakt.: 21,48.

Die Nestlingszeit beträgt beim Haussperling 13—16 (nach anderen Angaben 17) Tage. Nach den Beobachtungen von HEINROTH (1924—33) zeigt der Jungvogel schon etwa im Alter von 10 Tagen neben dem Sperrverhalten auch eine zielbewusst zugreifende Nahrungsaufnahme. Nach dem Verlassen des Nestes ist er zum Aufpicken von Nahrung und zum Gebrauch der Schwingen fähig. Die Nestlingszeit fällt hier also mit der Präjuvenilperiode zusammen.

Innerhalb dieser Periode erreichen nur die Stoffwechselorgane ihre Adultgewichte. Die entsprechenden Werte für alle übrigen Organe und den Gesamtkörper treten nach unseren Untersuchungen, die nur bis etwa zum 25. pe-Tag durchgeführt wurden, in einem nach diesem Zeitpunkt gelegenen Entwicklungsabschnitt auf. Ihr Wachstumsabschluss steht also nicht in Beziehung zu der im Vergleich zur Amsel beim Sperling sehr viel früher eintretenden vollen Selbständigkeit, sondern ist in die anschliessende Juvenilzeit verlegt. — Alle drei

Stoffwechselorgane zeigen mit 14—15 Tagen, also kurz vor Beendigung der Nestlingszeit, postembryonale Übergewichte, die sich mit 20—25 Tagen nochmals wiederholen, dann aber hier nicht mehr als „präjuvenile Übergewichte" bezeichnet werden können. — Gesamtkörper und Lunge weisen um den 14.—15. Tag „Höchstgewichte" auf. Diese Werte wie auch die erwähnten präjuvenilen Übergewichte der Stoffwechselorgane scheinen in Zusammenhang zu stehen mit dem um diesen Zeitpunkt erfolgenden Verlassen des Nestes.

Das Wachstum des Hirns ist beim Sperling durch einen im Vergleich zu den anderen Singvögeln (Tab. 19) beträchtlich höheren postembryonalen Vermehrungsfaktor gekennzeichnet, der unter den Passeres nur bei den Corviden noch überschritten wird. —

Als auffallendes Merkmal in der Entwicklung des Sperlings ist nach unseren Untersuchungen auch das Wachstum des Herzens zu erwähnen: Dieses Organ weist hier in den letzten Embryonal- und ersten Postembryonaltagen einen beträchtlich höheren Trockensubstanzgehalt auf als bei den übrigen Nesthockern. Auch unterscheidet sich sein postembryonaler Vermehrungsfaktor stark von den wesentlich niedrigeren Werten bei den übrigen Singvögeln unserer Tabelle 19. Entsprechend hoch ist auch der postembryonale relative Vermehrungsfaktor für das Sperlingsherz: Dieses Organ wächst während der Postembryonalperiode im ganzen mehr als zweimal so schnell als der Gesamtkörper. Die geringe Grössenentwicklung, die das Herz am Schlüpftag aufweist, äussert sich auch in seinem ausnehmend niedrigen Relativgewicht (0,49%), einem Wert, wie er bei den von uns geprüften Vogelarten nur noch annähernd beim Huhn (nach LATIMER, 1924) vorkommt. Das postembryonale relative Herzwachstum, das bei allen Nesthockern und bei der Ente isometrisch verläuft oder doch nur wenig um den Wert 1 streuende Wachstumskonstanten aufweist (mit Ausnahme des Wellensittichs vom 5. pe-Tag an), zeigt beim Sperling ein sehr uneinheitliches Bild. Zwischen dem 2. und 4. Tag findet sich ein im Vergleich zum Körperwachstum hier besonders stark beschleunigtes Wachstum; dasselbe gilt in diesem Zeitabschnitt auch für die Lunge und in ähnlicher Weise für die Leber des Sperlings. —

Alle diese Züge eines vom Typus der übrigen Passeres abweichenden Verhaltens einzelner Organe müssen als arttypische Besonderheiten betrachtet werden.

6. *Sturnus vulgaris*

Hem.-Ind.: 7,63; Hem.-Verm.-Fakt.: 17,71.

Die Nestlingszeit des Stars umfasst 19—21 Tage. Nach dem Verlassen der Nesthöhle sind die Jungen bereits flugfähig, werden aber noch eine Woche lang von den Eltern geführt, bevor sie selbständig Nahrung aufnehmen können. Mit 4 Wochen kann ihre Präjuvenilzeit als abgeschlossen betrachtet werden.

Während des postembryonalen Organwachstums erreichen die drei Stoffwechselorgane schon auffallend früh ihre Adultgewichte, d.h. Darm und Leber schon nach dem ersten Drittel, die Niere etwa um die Mitte der Nestlingszeit. Für Lunge und Hirn erscheinen diese Werte am Ende dieser Periode. (Für Gesamtkörper, Herz und Augen liess sich nach den uns zur Verfügung stehenden Werten kein genauer entsprechender Zeitpunkt feststellen.) Um den 10. bis 12. pe-Tag treten bei Darm und Leber auch zum erstenmal maximale postembryonale Übergewichte auf. Für den Gesamtkörper ist kein entsprechender Wert zu beobachten, was auch HUDEC (1961) betont; er nimmt (ähnlich wie NOVOTNY, 1958, in bezug auf die Amsel) an, dass der durch ein solches Übergewicht gekennzeichnete Typus der postembryonalen Wachstumskurve bei Passerinen nicht unveränderlich ist und dass er von ökologischen Bedingungen abhängig ist.

PORTMANN (1938*a*) erwähnt bei der Behandlung des postembryonalen Wachstums des Stars, dass um den 17.—19. Tag ein Höchstgewicht für den Gesamtkörper eintritt. Die dafür angegebenen Werte bei verschiedenen Exemplaren erreichen aber (mit einer Ausnahme) das Adultgewicht nicht. Nach den von uns zusammengestellten Zahlen werden die Angaben von PORTMANN modifiziert: Ein solches Höchstgewicht des Körpers erscheint schon um den 11.—12. Tag, sinkt dann wieder ab und steigt auf den 16.—17. Tag erneut zu einem vorübergehenden Höchstwert an. Die entsprechenden Werte treten in ähnlicher Weise auch bei Herz und Lunge des Stars auf (vgl. Tab. 25).

Dem gleichen nesthockertypischen, sekundären Modus wie das postembryonale Wachstum der Stoffwechselorgane, der Lunge und auch des Hirns folgt das Wachstum der Brustmuskulatur, wie es BÖSIGER (1950) beim Star untersuchte. Am 19. Tag hat der *Musculus pectoralis thoracicus*, der eigentliche Flugmuskel, bereits 90% seiner Adultlänge erreicht. Dieses früh in der Präjuvenilperiode erfolgende Hauptwachstum ermöglicht den Eintritt der Flugfähigkeit beim Star mit etwa 3 Wochen. —

WACKERNAGEL (1954) teilt die gesamte Präjuvenilzeit des Stars in drei etwa je 10 Tage dauernde Perioden ein: Das erste Stadium ist durch den steilsten Gewichtsanstieg charakterisiert; die ganze Aktivität des Nestlings gilt hier der Aufnahme der Nahrung, die am Ende dieses Abschnittes von den Altvögeln in relativ grösster Menge geliefert wird. Im zweiten Stadium differenziert sich das Verhalten des jungen Stars, d.h. es entwickelt sich immer stärker das auf den Kopf des Altvogels gezielte Futterbetteln. Mit dem dritten, beim Ausfliegen beginnenden Abschnitt wird das Sperrverhalten allmählich durch Picken ersetzt; nun erfolgt der Übergang zur Lebensweise des Erwachsenen.

Zusammenfassend kann für die drei Vertreter der *Ontogenesestufe VII* festgestellt werden, dass sie hinsichtlich ihres Organwachstums durchwegs die

sekundären Merkmale aufweisen, die wir bereits bei der Prüfung primitiverer Ontogenesetypen immer wieder als Vergleichsmöglichkeit benützt haben.

Ein Vergleich des relativen Hirnwachstums unserer drei Sperlingsvögel ergibt für die untersuchte späte Embryonalzeit überall einheitliche negative Allometrie mit untereinander ähnlichen Wachstumskonstanten, die auch noch für die ersten Postembryonaltage gelten. Die dann bald nach dem Schlüpfen einsetzende Beschleunigung des Hirnwachstums gegenüber dem Körperwachstum kommt bei allen drei Arten klar zum Ausdruck durch den schroffen Übergang von negativer Allometrie zu annähernder Isometrie bzw. positiver Allometrie.

Die hohen postembryonalen Vermehrungsfaktoren für Gesamthirn und Hemisphären (Tab. 19) weisen auf die am Schlüpftag noch stark zurückgebliebene Entwicklung des Hirns bei den Sperlingsvögeln hin; der am Schlüpftag im Vergleich zu den Nestflüchterverhältnissen niedrigere Trockensubstanzgehalt des Hirns deutet auf die bei den Passeres um diesen Zeitpunkt weniger fortgeschrittene Myelinisation, die hier stärker in die Postembryonalperiode verlegt ist. - Ein früher, noch innerhalb der Präjuvenilperiode eintretender Wachstumsabschluss für das Hirn konnte bei Amsel und Star festgestellt werden. —

Das Wachstum der Stoffwechselorgane verhält sich bei den Passeres extrem nesthockertypisch: Besonders der Darm zeigt im allgemeinen bedeutend niedrigere postembryonale Vermehrungsfaktoren, als sie bei den Nestflüchtern vorkommen. Die Stoffwechselorgane erreichen bei unseren drei Arten meist schon früh innerhalb der Präjuvenilperiode ihren Wachstumsabschluss, und ihre Entwicklung ist durch das Auftreten von Übergewichten oder Höchstgewichten in dieser Periode gekennzeichnet, wodurch das Bild des postembryonalen Organwachstums bei den Passeres besonders unharmonisch erscheint.

Schon ein Vergleich der Verhältnisse bei unseren wenigen Beispielen zeigt aber, dass innerhalb dieses klar sekundären Ontogenesemodus mit den eben beschriebenen Gemeinsamkeiten bei den Passeres auch arttypische Varianten auftreten können.

Portmann (1938*a*) erwähnt, dass durch das rasche postembryonale Wachstum der Sperlingsvögel die adulte Körpergrösse annähernd mit der Flugfähigkeit oder schon vorher erreicht wird. Für das Gewicht des Körpers konnten wir diese Angaben bei den drei von uns untersuchten Arten nicht bestätigen. Der Gesamtkörper wächst hier auch nach dem Ende der Präjuvenilzeit noch etwas weiter, folgt also nicht dem frühen präjuvenilen Wachstumsabschluss der Stoffwechselorgane. Unter diesen macht z.B. auch der Darm der Amsel eine Ausnahme, der nach unseren Ergebnissen erst um den 40. pe-Tag sein Wachstum beendet. Damit im Zusammenhang steht auch der hohe postembryonale Vermehrungsfaktor für dieses Organ.

Auch für den relativen, d.h. auf die Gesamtdauer der Präjuvenilzeit bezogenen Zeitpunkt, zu dem Übergewichte oder Höchstgewichte der einzelnen Organe

auftreten, lässt sich keine Regel aufstellen. Bei der Amsel fehlen für Darm und Leber präjuvenile Übergewichte ganz, und auch für den Gesamtkörper der drei Passeres-Arten konnten wir sie (ähnlich wie andere Autoren) nicht feststellen.

Die Präjuvenilperiode selbst kann hinsichtlich Dauer und Einteilung bei den einzelnen Arten recht unterschiedlich gestaltet sein, wie dies schon die Verhältnisse bei unseren drei Beispielen zeigen.

Unterschiede in bezug auf Ernährungsart und postembryonale Lebensweise tragen ferner bei den Passeres zu einer Mannigfaltigkeit des Entwicklungsablaufes bei, die wir aufgrund unserer einzelnen Ergebnisse nur andeuten können.

VI. VERSUCH EINER NEUEN GLIEDERUNG DER VOGELONTOGENESEN

Bei einem vergleichenden Überblick über die Vielfalt der Erscheinungen, wie wir sie innerhalb der beiden Hauptgruppen der Nestflüchter und Nesthocker vorgefunden haben, muss nach folgenden Gesichtspunkten unterschieden werden:

1). Eine Charakterisierung kann nach rein morphologischen Sachverhalten erfolgen. Leitmotiv für die Bewertung der Merkmale in evolutiver Hinsicht ist hier der verschiedene Stärkegrad der caenogenetischen Umbildungen.

2). In engem Zusammenhang mit morphologischen können Merkmale des Verhaltens stehen: Z.B. ist das Auftreten von Rachenfärbungen mit dem Sperrverhalten gekoppelt. In diesen Zusammenhang gehört auch die morphologische Differenzierung des Nestlingsdarmes, die bei Sperlingsvögeln die Bildung einer Gallerthülle um den Kotballen in der Kloake ermöglicht. Diese Erscheinung findet ihren verhaltensmässigen Ausdruck in der typischen Drehbewegung der kotabgebenden Jungen, mit der dann der Instinkt der Altvögel zum Wegnehmen des Kotballens gekoppelt ist. —

3). Eine Sonderung nach ökologischer Wertigkeit bezieht sich im allgemeineren Sinn auf die ganze Lebensweise der Jungvögel und bei den sekundären Ontogenesetypen auch der stark miteinbezogenen Altvögel.

Die Haupteinteilung in Nestflüchter und Nesthocker beruht auf dieser allgemeinen Kennzeichnung nach ökologischen Gesichtspunkten. In der weiteren Unterteilung in die einzelnen Ontogenesestufen äussert sich die Vielfalt der Umformungen: Am einen Ende dieser Skala finden wir ein Maximum von primären Merkmalen, am anderen ein Maximum von sekundären Kennzeichen. Dazwischen sind Merkmale von beiden Wertigkeiten in verschiedenem Verhältnis miteinander vermischt. —

Verschiedene Fakten, welche die Ontogenese der von uns untersuchten Arten betreffen und in der Übersicht des vorhergehenden Kapitels zusammen-

gestellt sind, lassen eine Erweiterung des Schemas von PORTMANN (1935) als zweckmässig erscheinen. Hierbei muss uns die oben erwähnte Unterscheidung vor Augen stehen: Nestflüchter und Nesthocker sind Extremgruppen in ökologischer Bewertung. In morphologischer Hinsicht wie im Verhalten überschneiden sich die Ontogenesemerkmale der Vertreter beider Typen häufig.

Der Versuch einer neuen Gliederung, der sich allerdings auf die Ontogenesestufen beschränken muss, denen unsere Arten im einzelnen angehören, könnte zu folgender Formulierung führen:

Die Ontogenesestufe I umfasst rangniedrige Nestflüchter mit früher Flugfähigkeit, die in zwei Gruppen eingeteilt werden können:

a). Die *Megapodidae* (Grossfusshühner) sind durch ein Maximum primitiver Entwicklungsmerkmale gekennzeichnet. Ihre stark an Reptilienverhältnisse anklingende Ontogeneseform rechtfertigt die Auffassung von PORTMANN (1935, 1938*a*), diese Gruppe an die Basis einer Stufenordnung der Vögel nach ontogenetischen Gesichtspunkten zu stellen. Die bei einigen Arten der Megapodiden (z.B. bei *Leipoa ocellata* und *Alectura lathami*) vorhandene komplexere Bruttechnik (die von manchen Biologen als Kriterium für ein abgeleiteteres Fortpflanzungsverhalten der Grossfusshühner betrachtet wird) darf als innerhalb der ganzen Gruppe in besonderen Fällen auftretende sekundäre Komplikation gewertet werden.

b). Die *Phasianidae* (eigentliche Hühnervögel) sind Vertreter der zweiten Gruppe, die neben eindeutig primären bereits eine Reihe von sekundären Ontogenesemerkmalen aufweisen. Die Betreuung der Jungen durch die Altvögel und die gegenüber den Megapodidenverhältnissen mehr oder weniger verspätet einsetzende Fähigkeit zum Flattern lässt bereits eine andeutungsweise Zweiteilung der Postembryonalperiode zu. Im Gegensatz zu den Megapodiden zeigen die Phasianiden eine Umformung ihrer ersten Federgeneration zu Nestlingsdunen, was bereits einen wichtigen Evolutionsschritt über den ursprünglichen Zustand hinaus bedeutet. —

Die Ontogenesestufe II umfasst in ökologischer Bewertung typische, früh selbständige Nestflüchter, deren morphologische Kennzeichen, wie Nestlingsdunen und verzögerte Ausbildung der Flugfedern, aber deutlich in sekundärer Richtung weisen. Wie das Beispiel der Ente als Vertreter dieser Gruppe zeigt, können hier Arten mit relativ hoher Cerebralisation, in verschiedener Weise ausgesprochen sekundär charakterisierten Wachstumsverhältnissen und einer deutlich zweigeteilten Postembryonalzeit vorkommen. —

Über die Stufen III—V, die mit „nestflüchtenden Nesthockern", vom Schlüpftag an sehenden, voll bedunten, aber lange abhängigen Nesthockern und „blinden" Nesthockern mit voll ausgebildetem Dunenkleid einen allmählichen Übergang zwischen den Nestflüchtern und den extremen Nesthockern bilden, gelangen wir zur

Ontogenesestufe VI: Beim Schlüpfen „blinde" Nesthocker mit reduziertem Dunenkleid. Die Vertreter dieser Stufe zeichnen sich innerhalb ihrer gemeinsamen typischen Nesthockerontogenese durch in morphologischer Bewertung oft stark voneinander abweichende Züge aus. Soweit es die von uns untersuchten Beispiele betrifft, könnte deshalb zur differenzierteren Kennzeichnung die folgende Unterteilung vorgenommen werden:

a). Niedrig cerebralisierte Nesthocker, deren Ontogenese eine auffallende Vermischung von primären und sekundären Merkmalen zeigt: *Tauben* und *Segler* gehören dieser Gruppe an.

b). Hoch cerebralisierte Nesthocker mit ausschliesslich sekundären Entwicklungszügen: Bei den *Papageien* als typische Vertreter dieser Gruppe ist die extreme Hilflosigkeit der frischgeschlüpften Jungen ein Kennzeichen, das sie in vergleichend-ontogenetischer Hinsicht stark in die Nähe der Vertreter der Stufe VII stellt. —

Diese beiden Gruppen können vorläufig gleichsam nur als Pole an jedem Ende der Stufe VI betrachtet werden, und die genaue Prüfung weiterer Arten kann erst entscheiden, ob noch Zwischengruppen mit Übergangsformen eingeschaltet werden müssen. Wir denken hier vor allem an die Notwendigkeit, intensivere Kenntnis der Entwicklung von Vertretern der vielen Coraciomorphen, wie z.B. Raken, Eisvögel, Bienenfresser, Mausvögel, Kuckucke, Kolibris, zu gewinnen.

Die Ontogenesestufe VII umfasst beim Schlüpfen „blinde", sperrende Nesthocker mit reduziertem Dunenkleid. Ihr gehören lauter Vertreter der Coraciomorphae an. Besonders charakteristisch für diese Stufe ist das präzise Zusammenspiel zwischen Jung- und Altvögeln, ein überindividuelles Gefüge, das durch morphologische Besonderheiten (caenogenetische Bildungen) und entsprechende Verhaltensweisen entstehen kann.

Wie die Beispiele der von uns untersuchten Passeres zeigen, ist der extrem sekundäre Ontogenesemodus der Stufe VII, d.h. im engeren Sinne der in ihr vertretenen *Sperlingsvögel*, im einzelnen durch zahlreiche arttypische Abweichungen in bezug auf Organwachstum, Dauer und Einteilung der Präjuvenilzeit und Verhalten sehr mannigfaltig gestaltet. —

Die Ordnung der Sperlingsvögel zeichnet sich durch eine sehr hohe Artenzahl aus, welche die Gesamtartenzahl aller übrigen Vogelarten noch übertrifft. Die Anpassung an die verschiedensten Lebensräume und entsprechende Spezialisierung auf vielerlei Nahrungsquellen führte zu einem grossen Reichtum der Erscheinungen in Gestalt und Lebensweise. Diese Mannigfaltigkeit lässt erwarten, dass auch hinsichtlich der Ontogenese der Sperlingsvögel noch zahlreiche Nuancen gefunden werden können.

Die Verhältnisse bei den Passeres geben uns auch Gelegenheit, uns mit dem Begriff der Postembryonalzeit nochmals ausführlicher zu befassen. PORT-

MANN (1938*a*) wendet diese Bezeichnung im Zusammenhang mit den Sperlingsvögeln auf die gesamte Periode vom Schlüpftag bis zur völligen Selbständigkeit des Jungvogels an. Er weist auch darauf hin, dass die eigentliche Nestlingszeit bei vielen Arten nicht mit der „Postembryonalzeit" übereinstimmt, sondern oft wesentlich kürzer ist. Während PORTMANN hier den Begriff der Postembryonalzeit mit dem der Präjuvenilzeit gleichsetzt, nimmt SUTTER (1943) bereits eine Unterteilung der Postembryonalperiode in einen präjuvenilen und juvenilen Abschnitt vor. Er beschränkt dabei die Gültigkeit dieser Zweiteilung hauptsächlich auf die Nesthocker und stellt ihnen die Nestflüchter als Formen gegenüber, die dem Juvenilzustand am Schlüpftag schon sehr nahe stehen und deshalb nur eine undeutliche Abgrenzung zwischen beiden Abschnitten der Postembryonalzeit aufweisen.

In Anlehnung an die Gliederung von SUTTER prüften wir die Verhältnisse bei den von uns untersuchten Arten: Schon die wenigen Beispiele unter den Passeres weisen auf die Mannigfaltigkeit bezüglich Dauer und Einteilung der Präjuvenilzeit bei den Nesthockern hin: Der Amsel mit einer deutlich zweigeteilten Präjuvenilperiode steht der Sperling gegenüber, bei dem Nestlingszeit und Präjuvenilzeit zusammenfallen, d.h. nach der relativ kurzen Zeit von 13—16 Tagen beim Verlassen des Nestes schon die volle Selbständigkeit erreicht wird. Beim Star wiederum ist nach WACKERNAGEL (1954) eine Dreiteilung der insgesamt 30 Tage dauernden Präjuvenilzeit möglich. — Ein Vergleich mit den von uns untersuchten Nesthockern der Ontogenesestufe VI zeigt ähnlich mannigfaltige Verhältnisse: Überall ist eine relativ klar begrenzte präjuvenile Entwicklungszeit festzustellen, die bei Taube und Alpensegler einen ersten Abschnitt des Nestaufenthaltes von ca. 20 bzw. 45 Tagen und einen weiteren Abschnitt bis zum Erreichen der vollen Selbständigkeit und Flugfähigkeit zeigt, beim Wellensittich hingegen eine einheitliche Periode von 30 bis 35 Tagen Nestlingszeit, an deren Ende die Jungen flugfähig sind. — Unsere Untersuchungen bei der Stockente haben ferner gezeigt, dass die allgemeine Definition der Postembryonalzeit, wie sie SUTTER (1943) für die Nestflüchter gibt, noch nuanciert werden kann. Bei *Anas* erlaubt der zeitlich genau festgelegte Eintritt der Flugfähigkeit die deutliche Abgrenzung einer Präjuvenilperiode, innerhalb derer auch der Gesamtkörper und die meisten Organe ihr Adultgewicht erreichen. Bei *Gallus domesticus* und entsprechend auch bei anderen Vertretern der Phasianiden ist durch das anfänglich fehlende Flugvermögen und die elterliche Betreuung der Jungen in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen wenigstens andeutungsweise eine Zweiteilung der Postembryonalzeit vorhanden, die sich z.B. beim Huhn auch im jeweils verschiedenen Verlauf des Hirnwachstums äussert.

Zusammenfassend liesse sich also die Postembryonalzeit der Vögel folgendermassen definieren:

a). Bei den Nestflüchtern, die nach dem Schlüpfen in ihrer äusseren

Erscheinung der Juvenilform schon nahe stehen, können hinsichtlich der Postembryonalperiode verschiedene Möglichkeiten verwirklicht sein: Vollständiges Fehlen einer Präjuvenilphase bei den Megapodiden, Andeutung einer Zweiteilung der Postembryonalzeit bei den Phasianiden, deutliche Abgrenzung einer Präjuvenil- von einer Juvenilphase bei den Anatiden.

b). Die Postembryonalzeit der Nesthocker gliedert sich in die Präjuvenilperiode, einen auf wenige Tage genau angebbaren Zeitabschnitt, und die mit erreichter Flugfähigkeit und Selbständigkeit beginnende Juvenilperiode. Die Präjuvenilzeit ist innerhalb der Gruppe der Nesthocker und hier wiederum innerhalb bestimmter Ordnungen, wie z.B. der Sperlingsvögel, nach Dauer und Einteilung bei den einzelnen Arten sehr verschieden gestaltet: Neben Möglichkeiten einer Zwei- oder Dreiteilung dieser Phase (Amsel, Star) findet sich auch die Ausbildung eines einheitlichen Zeitabschnittes, z.B. in den Fällen, wo mit dem Ende der Nestlingszeit der Jungvogel auch selbständig und flugfähig geworden ist und ein direkter Übergang in die Juvenilphase erfolgt.

Sowohl das Vorkommen einer mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Präjuvenilphase bei Nestflüchtern wie auch die starke Variabilität dieser Periode bei den einzelnen Nesthockerarten weist darauf hin, dass der Begriff der „Präjuvenilzeit" als abgeschlossene Periode als eigener Wert gesehen werden muss und nicht mit selbstverständlicher Ausschliesslichkeit und stark verallgemeinernd an den Ontogenesemodus der Nesthocker geknüpft werden darf.

Die oben versuchte erweiterte Definition der einzelnen Ontogenesestufen müsste auch zu gewissen Umstellungen innerhalb der Tabelle 3 (Vergleichend-biologische Typen der Vogelontogenese) in der Arbeit von PORTMANN (1935) führen, so zunächst zu einer Vermehrung der senkrechten Kolonnen in der Weise, dass z.B. die Ordnung der Galli (Kolonne I) entsprechend unserer Charakterisierung in die Megapodiden und in die Phasianiden gegliedert würde. Ebenso könnte in Kolonne VI, was die von uns untersuchten Arten anbetrifft, eine Aufteilung in Tauben und Segler einerseits und Papageien andererseits erfolgen. —

PORTMANN (1938*a*) hat den Fragenkomplex um die Ontogeneseform Nestflüchter — Nesthocker am Beispiel der Hühner und Sperlingsvögel behandelt. Diese auf den wichtigsten Gegensätzen beruhende Gegenüberstellung ist als Ausgangspunkt für weitere Differenzierungsversuche nach wie vor gerechtfertigt.

Von Studien über das embryonale und postembryonale Organwachstum bei einzelnen Nestflüchter- und Nesthockerarten ausgehend, versuchte unser Überblick in Verbindung mit anderen ontogenetischen Fakten einige ergänzende Aspekte aufzuzeigen. Innerhalb des weiten Problemkreises der Vogelentwicklung und ihrer Bedeutung in evolutiver Hinsicht kann unser Beitrag, der sich mit einigen

wenigen Beispielen befasst, nur fragmentarisch sein. Doch hoffen wir, hier gezeigt zu haben, dass der ursprüngliche Versuch einer Gliederung durch neue, vertiefte Beobachtungen erweitert werden kann und damit seine Fruchtbarkeit als Arbeitshypothese erweist.

Zusammenfassung

1. Die Arbeit untersucht das Organ- und Körperwachstum während der späteren Embryonalzeit und der Postembryonalzeit bei folgenden Vogelarten: Nestflüchter: *Anas platyrhynchos*; *Gallus domesticus*; Nesthocker: *Melopsittacus undulatus*, *Apus melba*, *Columba domestica*; *Turdus merula*, *Passer domesticus*, *Sturnus vulgaris*.

Das Gewichtswachstum der Stoffwechselorgane (Darm, Leber, Niere), der Kreislauf- und Atmungsorgane (Herz, Lunge) und der Organe des Nervensystems (Hirn, Augen) wird in halblogarithmischer graphischer Darstellung verglichen. Ferner werden das Organwachstum als Funktion des Körperwachstums sowie die relativen Gewichte und in bestimmten Entwicklungsabschnitten die Trockensubstanz der Organe und das relative Trockengewicht des Integuments im einzelnen behandelt.

2. Das postembryonale Organwachstum beider Ontogenesegruppen wird zusammenfassend an Hand der postembryonalen Vermehrungsfaktoren verglichen. Sowohl bei den Nestflüchtern wie bei den Nesthockern liegen die Werte für Hirn und Augen bedeutend tiefer als für die andern Organe. — Hirn und Augen der Nestflüchter erfordern die geringste postembryonale Wachstumsleistung, bezogen auf das Wachstum des Gesamtkörpers.

3. Im Vergleich des Organwachstums als Funktion des Körperwachstums verhalten sich die Stoffwechselorgane beider Ontogenesegruppen postembryonal im allgemeinen umgekehrt wie in der Embryonalzeit, wo sie durchwegs positiv allometrisch wachsen. Herz und Lunge zeigen überwiegend isometrisches oder doch annähernd isometrisches Wachstum. Das embryonale Hirnwachstum ist bei beiden Ontogenesegruppen durch negative Allometrie gekennzeichnet. Postembryonal folgt weiterhin negative Allometrie bei den Nestflüchtern und annähernd isometrisches oder schwach positiv allometrisches Wachstum bei den Nesthockern.

4. Die relativen Organgewichte (Prozentanteile der Organgewichte am jeweiligen Gesamtkörpergewicht) nehmen bei Darm und Leber während der Embryonalzeit überall zu, was sich postembryonal fortsetzt. Demgegenüber

vermindern Hirn und Augen ihre Relativgewichte während der embryonalen Beobachtungszeit und auch noch einige Tage nach dem Schlüpfen kontinuierlich.

5. Embryonal zeigen die Organe besonders auf den Schlüpftag hin fast überall eine Zunahme ihres Trockensubstanzgehaltes, und auch postembryonal erfolgt — wenn auch oft unter Schwankungen — ein allgemeiner Anstieg der Werte. Das Hirn der untersuchten Nesthockerarten weist von allen Organen den höchsten postembryonalen Vermehrungsfaktor seines Trockensubstanzgehaltes auf.

6. Die einzelnen Entwicklungsabschnitte werden in Auseinandersetzung mit anderen Autoren auf ihre Besonderheiten geprüft.

a). Embryonalperiode: Die im Hinblick auf mehrere ontogenetische Fakten wichtige Entwicklungsperiode vom 11. bis 14. Bruttag („potentielle Schlüpfreife“ nach PORTMANN, 1959) findet im Stand der Gewichtsentwicklung der Organe keinen besonderen Ausdruck. Lediglich für Hirn und Augen bei einigen Arten lassen sich gewisse Übereinstimmungen in der Gewichtsentwicklung um den 13.—14. Bruttag feststellen. — In bezug auf die relativen Organgewichte verwirklicht die Stockente während der fortschreitenden Embryonalzeit die typische Nestflüchtersituation: Schlechtere Ausrüstung mit energieproduzierenden Organen (z.B. Darm) und bessere Ausrüstung mit energieverbrauchenden Organen (z.B. Hirn). Die von uns untersuchten Nesthocker zeigen die umgekehrten Verhältnisse.

b). Schlüpftag: Das bei rangniedrigen Vögeln in bezug auf das Körperwachstum schnellere embryonale Hirnwachstum führt zu entsprechend höheren relativen Hirngewichten am Schlüpftag. Bei den Passeres dagegen wird das Überwiegen des Darmsystems über das Hirn zu diesem Zeitpunkt besonders deutlich. — Ein Vergleich der Prozentanteile der Organgewichte an ihrem jeweiligen Adultgewicht zeigt am Schlüpftag ebenfalls das starke Zurückbleiben der Stoffwechselorgane und den fortgeschrittenen Zustand des Hirns bei den Nestflüchtern. — Der Trockensubstanzgehalt des Hirns (als Ausdruck des Myelinisationsgrades) ist bei den Nestflüchtern zur Zeit des Schlüpfens im allgemeinen beträchtlich höher als bei den Nesthockern. Auch die Leber der Nestflüchter zeigt diese Erscheinung.

c). Postembryonalperiode: Die Möglichkeit einer Unterteilung der Postembryonalzeit in eine präjuvenile und eine juvenile Periode (SUTTER, 1943) wird an unseren Beispielen geprüft (S. 1548). — Zwischen dem Ende der Nestlingszeit und dem Zeitpunkt, zu dem die den Adultwerten entsprechenden Gewichte von Körper und Organen auftreten, besteht bei den von uns untersuchten Nesthockerarten kein konstantes Verhältnis. Das Ende der Postembryonalperiode darf nicht ohne weiteres als „Wachstumsabschluss“ bezeichnet werden. — Bei

den Nesthockern, aber auch bei der Stockente treten postembryonale Übergewichte von Gesamtkörper, Stoffwechselorganen und Herz und Lunge in Erscheinung (S. 1553). In manchen Fällen werden sie durch sog. postembryonale Höchstgewichte, welche die Adultwerte nicht überschreiten, ersetzt.

7. Ausgehend vom ursprünglichsten Ontogenesemodus der Vögel (Megapodiden), werden die Ontogenesemerkmale, insbesondere die Wachstumsverhältnisse bei den untersuchten Vogelarten, auf ihre evolutive Wertigkeit geprüft (S. 1562).

a). Nestflüchter: Für *Gallus domesticus* und andere Vertreter der Phasianiden findet sich neben eindeutig primären schon eine Reihe von sekundären Ontogenesemerkmalen. Dasselbe gilt in noch stärkerem Masse für *Anas platyrhynchos* als Vertreter der Anatiden, die in ökologischer Wertung typische Nestflüchter sind, morphologisch aber eine bereits durch zahlreiche sekundäre Entwicklungszüge gekennzeichnete Gruppe darstellen.

b). Nesthocker: Die Taube weist neben klar sekundären auch noch primäre Ontogenesemerkmale auf. In der Entwicklung des Alpenseglers überwiegen nach unseren Befunden die sekundären Kennzeichen deutlich, und der Wellensittich als hoch cerebralisierter Nesthocker zeigt in seiner Ontogenese durchwegs sekundäre Merkmale. Dasselbe gilt vor allem auch hinsichtlich des Organwachstums für die drei von uns untersuchten Sperlingsvögel.

8. Es wird eine Erweiterung des Schemas der Ontogenesestufen von PORTMANN (1935) versucht (S. 1585). Für die Ontogenesestufe I scheint eine Unterteilung in a) Megapodiden und b) Phasianiden angezeigt zu sein. Bei der Ontogenesestufe II ist auf das Vorhandensein von Arten mit relativ hoher Cerebralisation, in verschiedener Weise sekundär gekennzeichneten Wachstumsverhältnissen und einer deutlich zweigeteilten Postembryonalzeit (Enten) hinzuweisen. — Bei der Ontogenesestufe VI wird eine vorläufige Aufteilung in zwei Gruppen vorgeschlagen: a) Niedrig cerebralisierte Nesthocker mit primären und sekundären Ontogenesemerkmalen (Tauben, Segler); b) hoch cerebralisierte Nesthocker mit ausschliesslich sekundären Entwicklungszügen (Papageien). — In der Ontogenesestufe VII ist die Entwicklungsform der Sperlingsvögel durch zahlreiche arttypische Verschiedenheiten sehr vielfältig gestaltet.

9. Aufgrund der bei den untersuchten Arten festgestellten Verhältnisse wird der Begriff der Postembryonalzeit nochmals überprüft und abschliessend definiert (S. 1588). Eine Zweiteilung der Postembryonalperiode (Präjuvenil- und Juvenilperiode) gilt nicht ausschliesslich für den Ontogenesemodus der Nesthocker, sondern kann auch in Fällen typischer Nestflüchterentwicklung in Erscheinung treten.

Résumé

Cette étude traite de la croissance (augmentation de poids) embryonnaire et postembryonnaire des organes et du corps chez huit espèces d'oiseaux, nidifuges et nidicoles.

Dans la période embryonnaire, la part des organes produisant de l'énergie (p.ex. l'appareil digestif) est plus grande que celle des organes consumant de l'énergie (le cerveau p.ex.) chez les nidifuges tandis qu'on trouve les proportions inverses chez les nidicoles. Au moment de l'éclosion ces différences sont très nettement présentes.

Des excédents du poids postembryonnaires de l'appareil digestif, du foie et des reins, du cœur et des poumons ainsi que du corps sont observés non seulement chez les nidicoles mais aussi chez des espèces nidifuges (*Anas platyrhynchos*).

Nous caractérisons l'ontogenèse des espèces examinées sous l'aspect évolutif, avant tout par les faits de croissance. Dans le développement des nidifuges, des caractères archaïques, primaires sont accompagnés par des traits phylogénétiquement plus récents, secondaires (Phasianidés). Les Anatidés représentent un groupe d'oiseaux nidifuges typiques du point de vue écologique; d'autre part, l'aspect morphologique montre de nombreux traits secondaires. Les deux espèces nidicoles *Columba domestica* et *Apus melba* combinent des caractères primaires et secondaires, mais le deuxième groupe est dominant dans l'ontogenèse de l'*Apus*. Le développement du *Melopsittacus undulatus* et des trois espèces examinées des Passereaux ne présente que des caractères secondaires.

Notre analyse conduit à une révision et à un élargissement du schéma classifiant les formes d'ontogenèse des oiseaux de PORTMANN (1935).

Summary

This paper deals with the embryonic and postembryonic growth (increase of weight) of the organs and the body in nidifugus and nidicolous birds in eight species.

In the embryonic period the share of energy producing organs (e.g. digestive tract) is greater than the share of energy consuming organs (e.g. brain) in the nidifugous birds, whereas there are opposite proportions in the nidicolous birds. On hatching too these differences are seen much clearly.

Postembryonic overweights (digestive tract, liver, kidney, heart, lung as well as the whole body) are found not only in the nidicolous birds but also in species of nidifugous birds as *Anas platyrhynchos*.

The ontogeny of the different species is defined from the evolutionary aspect,

the facts of growth always being emphasized. In the development of nidifugous birds archaic, primary features are accompanied by several phylogenetical younger, secondary features (Phasianidae). The Anatidae represent a group of typical nidifugous birds as regards their ecology; but from the morphological aspect, they show many secondary features. The nidicolous birds *Columba domestica* and *Apus melba* combine both primary and secondary characteristics, the second group exceeding the first group of features in the development of *Apus*. Only secondary characteristics are found in *Melopsittacus undulatus* and in the three investigated species of the Passeres.

A revision and enlargement of the scheme classifying the ontogenetic forms of birds (Portmann, 1935) is proposed.

Die unveröffentlichen Tabellen *A-M*, auf die im Text Bezug genommen ist, können bei Bedarf bei der Autorin angefordert werden.

LITERATUR

Arn, H. 1945. *Zur Biologie des Alpenseglers Micropus melba melba (L.)*. Schweiz. Arch. Ornith. 2 (4): 137-184.

— 1960. *Biologische Studien am Alpensegler*. Solothurn.

Ashby, E. 1929. *Notes on the unique methods of nidification of the Australian Mallee-Fowl*. Auk 46: 294-305.

Becker, R. 1959. *Die Strukturanalyse der Gefiederfolgen von Megapodius freyc. reinw. und ihre Beziehung zur Nestlingsdune der Hühnervögel*. Rev. suisse Zool. 66: 411-531.

Bösiger, E. 1950. *Vergleichende Untersuchungen über die Brustmuskulatur von Huhn, Wachtel und Star*. Acta anat. 10: 385-429.

Buffon, L., Comte de. 1792. *Histoire naturelle des Oiseaux*, T. 12. Berne.

Bussmann, J. 1937. *Biologische Beobachtungen über die Entwicklung der Schleiereule*. Schweiz. Arch. Ornith. 1 (9): 377-390.

Clark, G. A. 1960. *Notes on the embryology and evolution of the Megapodes (Aves: Galliformes)*. Postilla. 45:1-7.

— 1964. *Ontogeny and evolution in the Megapodes (Aves: Galliformes)*. Postilla. 78: 1-37.

Cuénot, L. 1925. *L'adaptation*. Paris.

Duyff, J. W. 1939*a*. *Growth of chick embryos*. Acta. neerl. Morph. 2: 152-164.

— 1939*b*. *Dry matter of embryonic organs*. Acta neerl. Morph. 2: 165-169.

Edinger, T. 1950. *Die Paläoneurologie am Beginn einer neuen Phase*. Experientia 6 (7): 250-258.

Franz, V. 1924. *Geschichte der Organismen*. Jena.

Gadow, H. 1891-93. Vögel. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 6, 4. Abt. Leipzig.

Haardick, H. 1941. *Wachstumsstufen in der Embryonalentwicklung des Hühnchens*. Biologia gen. 15: 30-74.

HEINROTH, O. 1922. Die Beziehung zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. J. Ornith. 70: 172-285.

— und M. HEINROTH. 1924-33. *Die Vögel Mitteleuropas.* Berlin.

HUDEC, K. 1961. *Postnatal development in the Starling (Sturnus vulgaris) under natural conditions.* Zool. Listy 10 (24): 305-330.

HUXLEY, J. S. 1924. *Constant differential growth-ratios and their significance.* Nature (Lond.) 114: 895-896.

— und G. TEISSIER. 1936. *Zur Terminologie des relativen Grössenwachstums.* Biol. Zbl. 56: 381-383.

JOOS, Ch. 1941. *Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese des Darmtractus von Melopsittacus undulatus Gould.* Verh. naturf. Ges. Basel 53: 15-70.

— 1952. *Untersuchungen über die Histogenese der Drüsenschicht des Muskelmagens bei Vögeln.* Rev. suisse Zool. 59: 315-338.

KAUFMAN, L. 1927. *Recherches sur la croissance du corps et des organes du Pigeon.* Biologia gen. 3: 105-128.

— 1929. *Les différences du taux d'accroissement des oiseaux sont-elles manifestes pendant la vie embryonnaire?* Arch. Anat. microsc. 25: 325-335.

— 1930. *Innere und äussere Wachstumsfaktoren. Untersuchungen an Hühnern und Tauben.* Wilhelm Roux Arch. EntwMech. 122: 395-431.

— 1962. *„Metamorphosis" in pigeons.* Acta biol. cracov, Ser. Zool. 5: 317-326.

— und M. LASKOWSKI. 1931. *Wachstumsgeschwindigkeit und K:Ca-Quotient.* Biochem. Z. 242: 424-435.

— und A. NOWOTNA. 1934. *Heterogonisches Wachstum und chemische Zusammensetzung der Leber bei Tauben.* Pflügers Arch. ges. Physiol. 235: 247-255.

KIRKPATRICK, C. M. 1944. *Body weights and organ measurements in relation to age and season in Ring-Necked Pheasants.* Anat. Rec. 89: 175-194.

KOCHER, C. 1948. *Das Wachstum des Gehirns beim Alpensegler (Micropus m. melba L.).* Rev. suisse Zool. 55: 57-116.

KRAICZICZEK, M. 1956. *Die Beziehungen der Entwicklungsphasen und des Funktionszustandes der innersekretorischen Drüsen zu den Wachstumsstufen des Hühnerembryos. I. Thyreoidea.* Wilhelm Roux Arch. EntwMech. 148: 518-537.

KRAMER, G. 1953. *Über Wachstum und Entwicklung der Vögel.* J. Ornith. 94: 194-199.

— 1959. *Die funktionelle Beurteilung von Vorgängen relativen Wachstums.* Zool. Anz. 162: 243-255; 263-266.

LANG, E. M. und R. A. STAMM. 1957. *Zur Aufzucht eines Arabastardes im Zoologischen Garten Basel.* Ornith. Beob. 54: 182-189.

LATIMER, H. B. 1924. *Postnatal growth of the body, systems and organs of the single-comb White Leghorn chicken.* J. agric. Res. 29: 363-397.

— 1925*a*. *The postnatal growth of the central nervous system of the chicken.* J. comp. Neurol. 38: 251-297.

— 1925*b*. *The relative postnatal growth of the systems and organs of the chicken.* Anat. Rec. 31: 233-253.

— 1928. *Growth changes in the body and some of the organs of the chick at time of hatching.* Anat. Rec. 39: 215-228.

MESSMER, E. und I. MESSMER. 1956. *Die Entwicklung der Lautäusserungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel (Turdus merula merula L.).* Z. Tierpsychol. 13: 341-441.

MITCHELL, H. H., L. E. CARD and T. S. HAMILTON. 1926. *The growth of white Plymouth Rock Chickens*. Univ. Ill., Agric. exp. Stn. Bull. 278: 71-132.

NOVOTNY, J. 1958. *Beitrag zur Kenntnis der postnatalen Entwicklung der Amsel*. Zool. Listy, 7 (21): 272-291.

POHLMAN, A. G. 1919/20. *Concerning the causal factor in the hatching of the chick, with particular reference to the musculus complexus*. Anat. Rec. 17: 89-104.

PORTMANN, A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta biother. 1: 59 : 90.

— 1937. *Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung des Rosenpelikans*. Rev. suisse Zool. 44: 363-370.

— 1938*a*. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel. I. Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese der Hühner und Sperlingsvögel*. Rev. suisse Zool. 45: 273-348.

— 1938*b*. *Über das postembryonale Wachstum pelargomorpher Vögel*. Verh. schweiz. naturf. Ges. Chur, 119. Jahresvers.: 190-192.

— 1942. *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit*. Rev. suisse Zool. 49: 169-185.

— 1945. *Die postembryonale Entwicklung des Graureihers (Ardea cinerea L.) und ihre vergleichend-biologische Bedeutung*. Schweiz. Arch. Ornith. 2 (4): 181-184.

— 1946/47. *Etudes sur la Cérébralisation chez les Oiseaux. I. Introduction*. Alauda 14: 2-20. *II. Les indices intracérébraux*. Alauda 15 (1): 1-15. *III. Cérébralisation et mode ontogénétique*. Alauda 15 (2): 161-171.

— 1952. *Die allgemeine biologische Bedeutung der Cerebralisations-Studien*. Bull. schweiz. Akad. med. Wiss. 8: 253-262.

— 1955. *Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta XI Congressus Internationalis Ornithologici, Basel 1954: 138-151. Basel.

— 1959. *Die Entwicklungsperiode vom 11. bis 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln*. Vjschr. naturf. Ges. Zürich (Festschr. Steiner) 104: 200-207.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese*. Mediz. Grundlagenforschg. 4: 1-62.

RÖSSLE, R. 1923. *Wachstum und Altern*. München.

ROGULSKA, T. 1962. *Differences in the process of ossification during the embryonic development of the chick (Gallus dom.), rook (Corvus frugilegus) and black-headed gull (Larus ridibundus)*. Zoologica Pol. 12: 223-233.

RUBNER, M. 1923. *Die Beziehung des Kolloidalzustandes der Gewebe für den Ablauf des Wachstums*. Sber. preuss. Akad. Wiss. Berlin, Physik.-math. Kl. 24: 253-259.

SCHEMINSKY, F. 1930. *Wasserhaushalt und Wachstum*. Pflügers Arch. ges. Physiol. 223: 645-656.

SCHIESS, L. 1963. *Die postembryonale Ausbildung der Körperproportionen bei Vögeln (Unter besonderer Berücksichtigung der Limicolen)*. Rev. suisse Zool. 70: 689-743.

SCHIFFERLI, A. 1948. *Über Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star*. Rev. suisse Zool. 55: 117-212.

SCHMALHAUSEN, I. 1926. *Studien über Wachstum und Differenzierung. III. Die embryonale Wachstumskurve des Hühnchens*. Wilhelm Roux Arch. EntwMech. 108: 322-387.

SCHMALHAUSEN, I. 1927*a*. *Beiträge zur quantitativen Analyse der Formbildung. I. Über die Gesetz mässigkeiten des embryonalen Wachstums.* Wilhelm Roux Arch. EntwMech. 109: 455-512.

— 1927*b*. *id. II. Das Problem des proportionalen Wachstums.* Wilhelm Roux Arch. EntwMech. 110: 33-62.

SCHMEKEL, L. 1962. *Embryonale und frühe postembryonale Erythropoiese in Leber, Milz, Dottersack und Knochenmark der Vögel.* Rev. suisse Zool. 69: 559-615.

STREICH, G. G. und E. A. SWETOSAROW. 1937. *Die Entwicklung der Proportionalität im Wachstumsprozess der Vögel.* Zool. Jb., Allg. Zool. 58: 113-126.

STRESEMANN, E. 1927/34. *Aves*, In: KÜKENTHAL, Handbuch der Zoologie, Bd. VII, 2. Hälfte. Berlin/Leipzig.

SUTTER, E. 1943. *Über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln.* Denkschr. schweiz. naturf. Ges., LXXV, Abh. 1: 1-110.

— 1952. *Über das Wachstum der Pinguine.* Ornithol. Beob. 49: 79-84.

— 1965. *Zum Wachstum der Grossfusshühner (Alectura* und *Megapodius).* Ornithol. Beob. 62: 43-60.

THOMSON, A. L. 1964. *A new dictionary of Birds.* London.

VESELOVSKY, Z. 1953. *Postembryonale Entwicklung unserer Wildenten.* Sylvia 14: 36-79.

WACKERNAGEL, H. 1952. *Künstliche Aufzucht von zwei Brillenpinguinen.* Ornithol. Beob. 49: 69-79.

— 1954. *Der Schnabelwulst des Stars (Sturnus vulgaris L.). Ein Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Sperlingsvögel.* Rev. suisse Zool. 61: 9-82.

WIRZ, K. 1954. *Ontogenese und Cerebralisation bei Eutheria.* Acta anat. 20: 318-329.

WURMBACH, H. 1950. *Untersuchungen über die Rolle des Wassers beim Wachstum und der Metamorphose der Amphibienlarven.* Verh. dt. Zool. in Marburg. 59-91.

Tome 79, fasc. 4, n° 65: 1599-1685 — Février 1973

Zur stammesgeschichtlichen Veränderung der Eutheria-Ontogenesen

Versuch einer Übersicht aufgrund vergleichend morphologischer Studien an *Marsupialia* und *Eutheria*

von

Fabiola MÜLLER

Institut für Anatomie und spezielle Embryologie
Freiburg i. Ue. (Schweiz)

Mit 10 Textabbildungen und 17 Tabellen

4. *SPEZIELLER TEIL*

INHALT

Nachdem aufgrund charakteristisch erscheinender und gut dokumentierter Fälle im 1.—3. Teil die Abwandlung des O-Typus im Verlaufe der Stammesgeschichte allgemein erörtert wurde, sollen jetzt die systematischen Gruppen in ihrer Vielfalt dargestellt werden. Ich versuche dabei ausser der Situation bei Geburt auch die wichtigsten Ontogenese-Stadien durch Angaben in der Literatur möglichst umfassend zu belegen; zu Zeit- und Fortpflanzungsverhältnissen geben die jeder Gruppe beiliegenden Tabellen sowie die Abbildungen mit den Zeitplänen Auskunft.

RODENTIA

Die Nager stellen die umfangsreichste Ordnung dar, indem ihr n. SANDERSON (1956) mehr als die Hälfte aller Arten angehören. Sie weisen gleichzeitig bezüglich des O-Typus eine Vielfalt auf, wie sie in keiner andern *Eutheria*-Gruppe festzustellen ist. Formen von übereinstimmendem O-Typus realisieren dabei sowohl zeitlich ursprünglich gebliebene als auch durch Dehnung veränderte Verhältnisse.

— Als extremer Nesthocker der Organisation VF oder ihr nahestehend wird eventuell *Glis glis* geboren. Eine Gestaltanalyse des Neonaten steht noch aus. Seine Situation dürfte insofern als abgewandelte zu bezeichnen sein, als dieser Nager mit 20/25 Tagen Tragzeit wohl zu den Dehnungsformen gehört.

— Nesthocker vom mittleren Eu-NH-Merkmalskorrelat und der grössten bei primitiven Säugern bekannten Entwicklungsgeschwindigkeit sind *Mesocricetus auratus* mit 16, *Baiomys* mit weniger als 20 sowie *Clethrionomys occidentalis* mit 18 und *C. glareolus* mit 17½ ET Tragzeit. Dieselbe Geburtsorganisation aber eine um etwas weniger rasche Entwicklung weisen Vertreter der *Cricetidae*

und *Muridae* mit Tragdauern von 20 und 21 bis 23 ET auf. Die Dehnungsformen treten mit praenatalen Entwicklungszeiten von bis 38 Tagen hervor; das sind Dauern, welche zur Genese primitiver Eu-Nestflüchter gut ausreichen würden

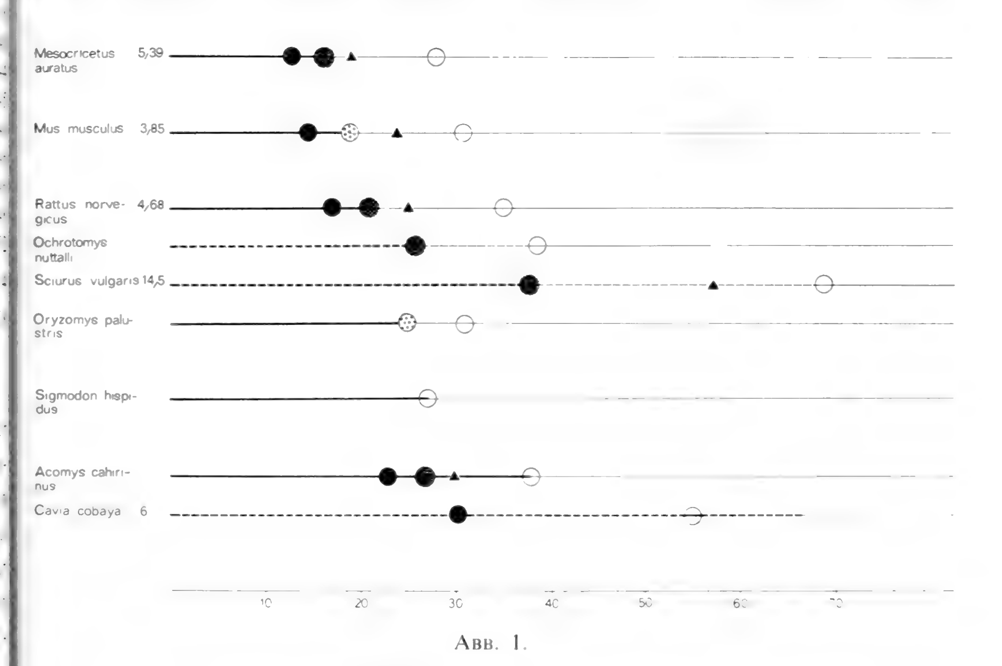


ABB. 1.

Zeitpläne bekannter *Rodentia*.
Viele Nager zeichnen sich durch rasche Entwicklung aus.
Nach sehr kurzer Ontogenesedauer erreicht *Sigmodon hispidus* den Nestflüchterstatus.

● Stadium VF
● Stadium Eu—NH
◌ Stadium mit ossifizierendem Calcaneus
○ Augenöffnen

—— intrauterine Dauer } rasche Entwicklung
------ } gedehnte Entwicklung
—— nachgeburtliche
------ Entwicklung
▲ Malleusablösung
△ Calcaneus und Talus ossifizierend

Diese selben Zeichen werden auch für die Darstellung der übrigen Zeitpläne verwendet. Die unter der Horizontalen eingetragenen Ziffern bedeuten Tage nach Befruchtung, wenn nichts anderes vermerkt wird. Das nicht ausgefüllte Dreieck bedeutet, dass die betreffenden Stadien durch Merkmale charakterisiert sind, welche im allgemeinen bei Malleusablösung vorliegen.

(vergleiche *Acomys cahirinus*, *Sigmodon hispidus*). Es gehören zu ihnen z.B. Vertreter der Gattung *Neotoma* und die *Sciurumorpha*. Letztere sind Nesthocker, welche mit TI von > 10 und bis 15,2 bereits Werte erreichen, die Übergänge zu evoluierten Nestflüchtern darstellen. Reduktion der Wurfgrösse ist noch nicht erfolgt, es werden im Mittel 3 Junge geboren; bei *Sciurus niger*, *S. vulgaris* und *Tamiasciurus hudsonicus* kann die Wurfgrösse 6 betragen. Die Nestlinge zeichnen sich durch grosse und langdauernde Hilflosigkeit aus. Nach GEWALT (1952, 1956)

TABELLE 1

Rodentia

	TI	Wurfgrösse	T	F	o	T	F	o	Autoren
NESTHOCKER MITTLERER GESTALTSTUFE									
Apodemus mystacinus		2—3	23	21	13				DIETERLEN (1965)
Baiomys taylori subater		m 2,7	≦20	18/22	12				BLAIR (1941)
Clethrionomys glareolus	4,07	4	17½/18	14	13				VRATUSKAV (1962), WRANGEL (1939) i.A
Dipodomys heermanni tularensis		3—4	17/23	≦18	14				TAPPE (1941), CHEW (1958) i.A.
Peromyscus gossypinus		m 3,7	22		12				POURNELLE (1952)
Mesocricetus auratus	5,39	6—7 bis 12	16	12	12				DEANESLY (1938) i.A HEDIGER (1944)
Meriones shawi		5—6—7	20		14/17				SALZMANN (1965).
Mus musculus	3,85	4—9—12	19	15/17	12				FREYE et al (1960), EIBL-EIBESFELDT (19 MOHR (1952)
Rattus norvegicus	5,5	7—9	21		14				ASDELL (1964)
Citellus pygmaeus		7,6	25/26	7/8	7/8				VOLCANEZKIJ et al (1934)
C. beecheyi		bis 9				30		32/34	McCOY (1912) i.A., JAKOBSEN (1923)
Glis glis	6,11	3—10				20/25		20	KOENIG (1960). HEPTNER (1956) i.A
Neotoma albigula						>38		14/18	RICHARDSON (1943)
N. f. floridana						6 Wo	24/26	16	HAMILTON (1953)
N. magister		2				30/36	16	21	HAMILTON (1953), POOLE (1940)
Ochrotomys nuttalli		m 2,65				≧25		13	LINZEY (1967)
Tamiasciurus hudsonicus	14,5	m 4,5				∼40	60	27/30	SVIHLA (1930, 1954) LEPOLD (1959) i.A., LAYNE (1954)
Sciurus vulgaris	14,5	3—6				38	<44	30/31	EIBL-EIBESFELDT (1 MURIE (1935) i.A., GEWALT (1952, 195
S. niger	15,2	m 3				45		4 Wo	ALLEN (1943) i.A., BROWN et al. (1945)
S. carolinensis	13,3	m 2,7				44	7 Wo	34	GOODRUM (1940) i.A SHORTEN (1951)
Glaucomys volans		m 3,1				38/40	42	26/29	HATT (1931), SOLLBERGER (1943)
Marmota marmota	12,1	5				33/34		23/28	PSENNER (1957, 196
NESTHOCKER-ÜBERGANGSFORMEN									
Lemmus lemmus		m 5,3	20/21	10	10				FRANK (1962), MARCSTRÖM

TABELLE 1 *(Fortsetzung)*

	TI	Wurfgrösse	T	F	o	T	F	o	Autoren
rotus ornicus		m 4,2	21		9/10				HATFIELD (1935)
atra zibethica	8,0	m 6,3				28		11/15	OLSEN (1959) i.A., ERRINGTON (1939)
zomys stris		m 3	25	≦11	6				SVIHLA (1931)
ÜCHTER									
nitive									
nodon hispidus		m 5,6	27	5	1				MEYER et al. (1944) i.A.
mys cahirinus		m 2,44	38						DIETERLEN (1963)
ia cobaya	6,0	m 3,6				68	1	55/58 ET	READ (1912), ROWLANDS (1949)
ıchilla laniger	12,3	1—4				105/111			DENNLER (1939) i.A., BRUN (1942) i.A.
tor fiber		2—4—6				105/107			HEPTNER (1956) i.A., SANDERSON (1956)
tor canadensis		4				128			SHADLE (1930), PILLERI (1959)
ocastor coypus	13,6	5—6				128/130			KLAPPERSTÜCK (1964)
oluierte									
trix africae-ralis		2				112			DEKEYSER (1956) i.A.
cristata	15,7								
lrochoerus rochaeris	19,0	2				119/126			ZUCKERMAN (1952) i.A.
erurus canus	20,0	1—2				100/110			RAHM (1962) i.A.

: Tragzeit, F: Beginn des Fressens, o: Augenöffnen, i.A.: zit n. ASDELL (1964). Links in der Tabelle lie *Rodentia* mit rascher Entwicklungsgeschwindigkeit, rechts die Dehnungsformen eingetragen.

liegen die nackten Neonaten fast regungslos und zusammengerollt im Nest. Erst nach 35 Tagen sind n. EIBL-EIBESFELDT (1951) die Jungen zu wackeligem Umherlaufen und mit 41 Tagen erstmals zum selbständigen Verlassen des Nestes fähig. Die Vermehrungsfaktoren von *S. vulgaris* (10) und *Marmota marmota* (9,8) sind jedoch nicht höher als jene der übrigen *Rodentia*-Nesthocker.

Die Gruppe der *Sciuridae* umfasst verschiedenste Anpassungsformen. *Sciurus vulgaris* bewohnt die Baumwipfel und benützt beim Springen von Baum zu Baum seinen buschigen Schwanz als Steuer. *Pteromys volans* sowie *Glaucomys volans* haben sich zu Gleitfliegern mit Flughäuten entwickelt. Erdhörnchen und Murmeltiere leben in unterirdischen Höhlen. Trotz dieser verschiedenen Lebensräume ist übereinstimmend der Typus des Nesthockers realisiert. Hingegen sind die ebenfalls zu den *Sciurumorpha* gehörenden am Wasser lebenden *Castoridae* zu Nestflüchtern evoluiert. Ein Blick auf andere Wasserformen *(Pinnipedia, Cetacea)*

könnte zur Vermutung Anlass geben, es sei der Nesthocker in allen möglichen Umwelten ausser im Wasser möglich.

— Als Übergangsformen mit ursprünglicher Differenzierungsgeschwindigkeit dürften *Microtus californicus* von 21, sowie *Oryzomys palustris* von 25 Tagen intrauteriner Entwicklungszeit gelten. Es fehlen auch hier Analysen der Geburtsgestalt, die allein eine sichere Diagnose erlauben könnten. Doch machen die Habitusmerkmale der Neonaten und die Daten zur Nachgeburtsentwicklung (Tab. 1) sie hoch wahrscheinlich. Ausser dem raschen Entwicklungstempo wären Wurfgrösse (5) und Wurfzahl (9) sowie frühe Geschlechtsreife (50 PN, alle Angaben n. ASDELL) bei *Oryzomys* günstige Voraussetzungen für eine stammesgeschichtliche Weiterentwicklung, falls eine Tragzeitverlängerung einsetzte.

— Die *Rodentia* realisieren den Übertritt zum primitiven Nestflüchter auf je verschiedenen Gestaltstufen, *Castor canadensis* schon bei Organisation MAB, *Acomys cahirinus* bei recht fortgeschrittenem Ossifikationszustand. Auf eine mögliche stammesgeschichtliche Bedeutung dieses Umstands habe ich in Teil 3 aufmerksam gemacht.

— Ein Teil der *Rodentia* hat den Status des evoluierten Nestflüchters erreicht. Nach den bei MANGOLD-WIRZ (1966) angegebenen TI gehören dazu *Cuniculus paca* (15,4), *Hystrix cristata* (15,7), *Dasyprocta aguti* (16,6), *Hydrochoerus hydrochaeris* (19,0), *Atherurus africanus* (20,0). Relativ zu den erreichten Adult-Hirnindices dürften diese Nager mit Tragzeiten um 100/120 zu den Dehnungsformen gehören. Es fehlen mir für eine sichere Diagnose Angaben zum Zeitpunkt des intrauterinen Augenöffnens. Tab. 1 zeigt, dass nur bei diesen höher cerebralisierten Formen Reduktion der Wurfgrösse auf 1—2 vorkommt. Die primitiven Nestflüchter bringen noch bis 6 Junge zur Welt.

Abbildung 1 veranschaulicht das gesagte mittels einiger Zeitpläne. Die dick ausgezogenen Horizontalen zeigen die leicht zunehmende Verlängerung der intrauterinen Entwicklungsdauer an. *Acomys cahirinus* realisiert nach VF rasche Entwicklungsgeschwindigkeit, nachdem er für das Erreichen des Lidverschluss-Stadiums mit < 23 ET 2—6 Tage mehr Zeit als die übrigen niedrig cerebralisierten *Eutheria* braucht. Die Dehnungsformen (Entwicklungsdauer durch unterbrochene Strecke dargestellt) sind vertreten durch *Ochrotomys nuttalli*, *Sciurus vulgaris* und *Cavia cobaya*.

Bei *Cavia cobaya* konnte ich den Zeitpunkt für die Realisierung von MAB nicht eintragen, da sie eine merkwürdige Abweichung aufweist, die mir bis heute bei keinem andern Säuger begegnet ist. Während bei den übrigen *Mammalia* die Genese des primären gegenüber jener des sekundären KG retardiert ist und die Abgliederung des Malleus erst erfolgt, wenn die Kopfossifikation schon fortgeschritten und das SKG vollständig ausgebildet ist, geschieht die Malleus-Verselbständigung n. BELLMER (1963) mit 33/35 ET kurz nach Erreichen des Stadiums VF (32 ET).

Wir können zusammenfassend feststellen, dass 1. eine Vielfalt von Ontogenesetypen vorkommt; neben Vertretern, deren Neonaten eventuell sogar der VF-Organisation noch nahestehen, finden sich als Extreme evoluierte Nestflüchter. 2. In jeder O-Typus-Gruppe treten Dehnungsformen auf. Es zeigt sich damit an, dass die Nager die Veränderung zu höheren Formen durch Verlängerung der Tragzeit in einem ersten Schritt realisiert, jedoch nicht durch entsprechende Entwicklung von grössermassigen Gehirnen weiter geführt haben. Die höchsten Totalindices liegen n. MANGOLD-WIRZ (1966) bei 20.

INSECTIVORA

Die *Insectivora* haben in einem Teil ihrer Vertreter so altertümliche Züge bewahrt, dass sie als dem Ursprung der *Eutheria* näherstehend betrachtet werden als die *Rodentia*. Auch hinsichtlich des Ontogenesetypus haben sie primitive Verhältnisse beibehalten, weniger aber bezüglich ihrer Zeitpläne.

Verglichen mit den *Rodentia* muss die Gruppe als wenig bekannte bezeichnet werden. Es steht zum Beispiel nicht eine einzige Normentafel zur Verfügung. Auch finden sich in der Literatur nur wenige Angaben zur Fortpflanzung. Meine Untersuchungsergebnisse stützen sich ausser auf diese Daten vor allem auf morphologische Prüfung von *Talpa europaea*, *Erinaceus europaeus*, *Tenrec ecaudatus* und *Echinops telfairi*. Die heute mehrheitlich zu den *Prosimiae* gerechneten *Tupaia* beziehe ich in Abbildung 2 nur vergleichsweise ein.

Als den extremen Nesthockern nahestehend und einem Stadium zwischen VF und Eu-NH entsprechend, können die Neonaten von *Talpa europaea* und eventuell von *Cryptotis parva* eingestuft werden. Von *Talpa europaea* untersuchte ich Kopf und Gliedmassen eines 30 mm SST messenden Stadiums; die Zuordnung von *Cryptotis parva* zu diesem noch primitiven Nesthockertyp geschieht aufgrund der Angaben von CONAWAY (1958) und HAMILTON (1944). *Erinaceus europaeus* ist ein Nesthocker der Stufe Eu-NH. Übergangsformen der Gestaltorganisation MAB fand ich in *Echinops telfairi*, *Tenrec ecaudatus*; als primitiver Nestflüchter stellt sich nach Angaben von MANGOLD-WIRZ (1966) und HOESCH (1959) *Elephantulus* heraus. Im Unterschied zu den *Rodentia* fehlen evoluierte Nestflüchter. Die *Insectivora* scheinen damit bereits nach kurzem Evolutionsanlauf eine Blockierung erfahren zu haben.

Nach den in der Literatur aufzufindenden Zeitangaben (Tab. 2) gehören wohl alle bekannten *Insectivora* zu den Dehnungsformen. Vielleicht kann *Cryptotis parva* noch als Grenzfall gelten. Mit 21/23 Tagen Tragzeit und Augenöffnen nach 14 Tagen liegt nämlich Ähnlichkeit mit dem Zeitplan von *Rattus norvegicus* vor. *Talpa europaea* zeigt ungleich stärker verlangsamte praenatale Entwicklung, indem die Tragzeit n. GODET (1951) 30 ET beträgt. *Sorex araneus* mit einer

Tragdauer von 20 ET (DEHMEL 1952) und Augenöffnen erst nach 21 PN gehört sicher zu den Dehnungsformen. Nach Angaben von de BEER (1929) ist bei Geburt die Organisation Eu-NH erreicht. *Erinaceus europaeus* haben wir im allgemeinen Teil bereits besprochen. Es fällt bei dieser Form die rasche Entwicklung bis Lidverschluss auf, der mit 16/18 ET (OESCHGER, mündliche Mitteilung) realisiert ist. Nehmen wir den Mittelwert von 17 ET für das Erreichen von VF, so liegen

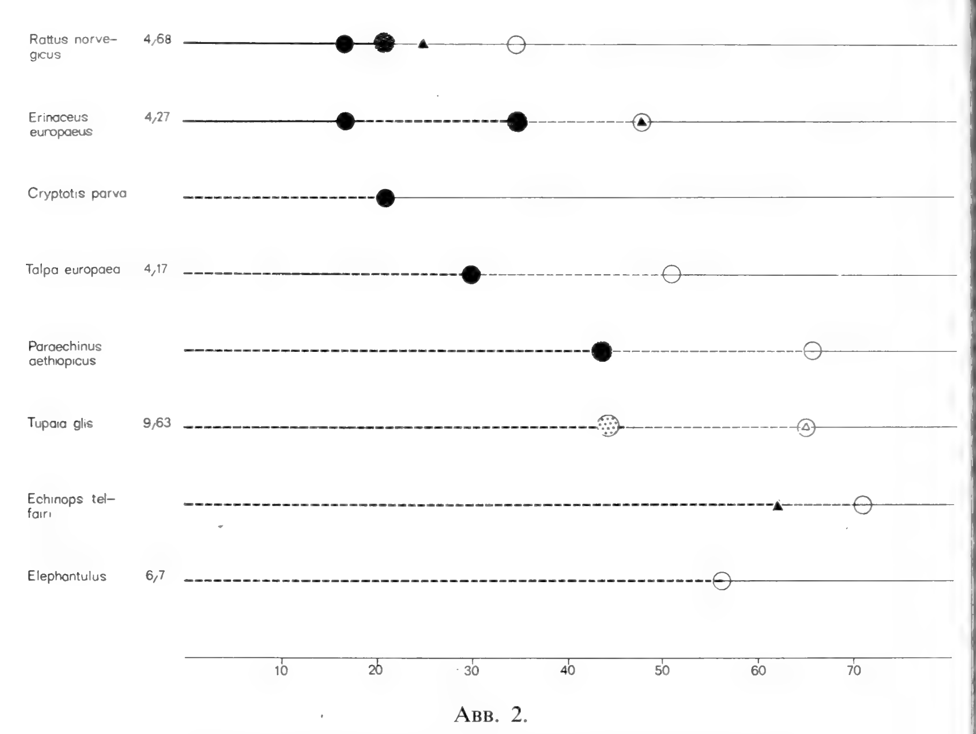


ABB. 2.

Insectivora- Zeitpläne verglichen mit jenem von *Rattus norvegicus.* Im Vergleich mit dem rasch sich entwickelnden *Rattus norvegicus* hält von den dargestellten Insektenfressern einzig *Erinaceus europaeus* bis Lidverschluss eine entsprechend grosse Geschwindigkeit durch.

Verhältnisse vor, wie wir sie von *Rattus norvegicus* kennen. Während aber *Rattus* bis zur Realisierung der Gestaltstufe Eu-NH nur weitere 3½, *Mesocricetus auratus* nur 3 ET benötigt, braucht *Erinaceus* dazu 17 Tage. Es liegt also nach VF, dem hypothetischen Geburtsstadium von Proto-Insectivora, eine gedehnte Entwicklung vor, wie wir sie bei den *Marsupialia* beobachten. *Erinaceus* öffnet die Augen n. HERTER (1933) 14/18, n. OESCHGER 13/15 Tage nach Geburt. Ein postnatales Stadium von 12 PN mit noch geschlossenen Augen weist einen stark zurückgebildeten Meckelschen Knorpel, innerhalb des Goniale jedoch noch keinen Unterbruch desselben auf. Die Gliedmassen zeigen die für MAB charakteristische Situation mit Verknöcherung des Talus und Calcaneus.

TABELLE 2

Insectivora

	TI	Wurfgrösse	T	F	o	Autoren
HOCKER MITTLERER STALTSTUFE						
naceus europaeus	4,27	m 4,6	34/35	25/26	14/18	MORRIS (1961) i.A., HERTER (1933), OESCHGER (i.V.)
rex araneus	1,86	5—7	20		3.Wo	DEHNEL (1952) i.A.
palustris		4—7				RAND (1945) i.A.
omys fodiens	2,44		~24			HOYTE (1944) i.A.
rina brevicauda	3,29	m 4,5	≧21		>21	PEARSON (1944) i.A., HAMILTON (1929)
yptotis parva		4,5±3	21/23		14	CONAWAY (1958)
ncus murinus		m 2,7	30		7/10	HARRISON (1935) i.A., DRYDEN (1968)
smana moschata		3—5	45/50			HEPTNER (1956) i.A.
lpa europaea	4,17	2—6	30		21	GODET (1951), MOHR (1932)
raechinus aethiopicus			44		22	HERTER (1957), GODFREY et al. (1960)
GANGSFORMEN						
nrec ecaudatus	3,99	12—16 10—32	58/64		8	HERTER (1957), EISENBERG et al. (1967).
tifer setosus	4,06	1—4	65/69	15	10/12	GOULD et al (1966), EISENBERG et al. (1967)
micentetes spinosus		m 6,3	>45<55	21	8/10	GOULD et al. (1966), EISENBERG et al. (1967)
hinops telfairi		m 7	62/65	16/18	9	HONEGGER (1966), GOULD et al. (1966), EISENBERG et al. (1967)
ocidura leucodon			>20		10	HERTER (1957)
FLÜCHTER						
phantulus myurus		1—2 (120 Eizellen)	8 Wo			MURIEL et al. (1955)
fuscipes	6,7					
intufi		2				van der HORST (1955) i.A., HOESCH (1959)
capensis		2 (100 Eizellen)				van der HORST (1944)
ynchocyon stuhlmanni	11,1					

— Auch die Übergangsformen haben den Dehnungsstatus erreicht. *Tenrec ecaudatus* mit bei Geburt eben abgelöstem Malleus hat n. EISENBERG et al. (1967) eine intrauterine Entwicklungsdauer von 58/64 Tagen. Daneben sind jedoch ausserordentlich primitive Verhältnisse beibehalten worden, indem Wurfgrössen von im Mittel 18 Jungen vorliegen. Die übrigen in Tabelle 2 dokumentierten Übergangsformen weisen ebenfalls lange Tragzeiten auf, die für höhere Hirnentwicklung nicht ausgenützt wurden. *Echinops telfairi* konnte ich selbst untersuchen: es liegt bei Geburt die Gestaltorganisation MAB vor; beim Augenöffnen nach 9 PN sind die Gliedmassen vollständig ossifiziert. Nach den Angaben von GOULD (1966) sowie EISENBERG et al. (1967) stimmen die Neonaten von *Setifer*

setosus mit 78 mm und *Hemicentetes semispinosus* mit 60 mm SST etwa mit *Tenrec ecaudatus* von 84 mm und nach eigenem Material auch mit *Echinops telfairi* von 55 mm SST überein. Aufgrund dieser Längen ordne ich sie ebenfalls zu den Übergangsformen ein. Nach den Angaben von HERTER (1957) rechne ich ausserdem *Crocidura leucodon* zur selben Gestaltstufe. Es fällt hier jedoch die fortgeschrittene Bewegungsreife bei Geburt und die Fähigkeit zu koordiniertem Laufen bereits mit 7 PN auf. Die Tragzeit wird von FRANK (1953, zit. n. HERTER, 1957) mit 31, von WAHLSTRÖM (1929) mit 20/35 Tagen angegeben. Im Unterschied zu den oben genannten Fällen haben wir einen Vertreter mit rascher Entwicklungsgeschwindigkeit vor uns.

Der einzige näher bekannte Nestflüchter aus der Gruppe der *Insectivora* ist *Elephantulus*. Die Fortpflanzungsverhältnisse von *E. myurus* erinnern noch eindrücklich an primitivste Vorfahren, indem n. van der HORST und GILLMAN (1941) pro Ovulation und Ovar 60 Eizellen reif werden. Die grössten übrigen bekannten Werte werden damit übertroffen: von *Didelphis* gibt van der HORST eine Produktion von 22,43,56, von *Hemicentetes* von 20 frühen Embryonalstadien und von *Centetes (Tenrec)* 32 Blastocysten als Vergleichszahlen an. Pro Uterushorn entwickelt *E. myurus* jedoch nur 1 Embryo, sodass zwei Junge geboren werden. ASDELL gibt n. van der HORST (1944) auch für *E. capensis* eine Eizahl von etwa 120 an. Mit einer Tragzeit von 8 Wo und einem TI von 6,7 *(E. fuscipes)* gehört *Elephantulus* ebenfalls zu den Dehnungsformen. Über neugeborene *E. intufi* berichtet HOECH (1959), dass die Jungen wenige Stunden nach Geburt schon schnell und zielgerichtet herumlaufen. Mit 3 PN wird der Schlafkasten verlassen und nach 8 PN sind die Jungen zu selbständiger Futteraufnahme fähig. *Elephantulus* gehört mit *Rhynchocyon stuhlmanni* (TI 11,1 STEPHAN n. MANGOLD-WIRZ, 1966) zu den primitiven Nestflüchtern.

CHIROPTERA

Obwohl n. SANDERSON (1956) allein die *Microchiroptera* rund 800 Arten zählen, ist die Gruppe der Fledermäuse eine noch wenig bekannte. Aussagen zur Evolution ihres O-Typus können deshalb nur mit Vorbehalten gemacht werden.

In der Literatur finden sich wohl einige Arbeiten, welche die Ontogenese weniger Formen berücksichtigen; es fehlen jedoch morphologische Daten zu neugeborenen Tieren und Zeitangaben für die praenatalen Stadien vollständig. Tragzeiten kennen wir lediglich für wenige Arten (Tab. 3).

Zur Embryogenese finden sich Beiträge bei WHITHNEY (1951), der die Gliedmassenentwicklung von *Todarida* beschreibt, bei SPILLMANN (1925), der knappe Angaben zur Entstehung des Flugapparates von *Myotis myotis* gibt und bei KOIKE (1924), der eine Übersicht zur Ontogenese von *Scotophilus temminckii*

vermittelt. Angaben zur Kopfentwicklung finden sich für *Miniopterus schreibersii* bei FAWCETT (1919, i. HENCKEL, 1929), für *Myotis myotis* bei FRICK (1954), für *Pteropus seminudus*, *Rousettus leschenaulti*, *Rhinolophus hipposideros* und *R. rouxii* bei STARCK (1942, 1952), für *Rhinolophus rouxii* ausserdem bei SITT (1943).

SCHNEIDER (1957) berücksichtigt in seiner Untersuchung ein embryonales Gehirnstadium von *Rousettus aegyptiacus* von 32 mm SST.

TABELLE 3

Chiroptera

	TI	Wurf-grösse	Neonatus: Länge Gewicht	T	o	Autoren
…terus sphinx		1		115/125		MOGHE (1936) i.A.
…ttus seminudus		1 (2)		15 Wo		PHILIPS (1924) i.A.
…us giganteus		1		140/150		MARSHALL (1947) i.A., MOGHE (1951), MARSHALL (1947) i.A.
…ldiei				6 Mo		BAKER (1936) zit i. MOGHE (1951)
…npyrus edulis	12,3					
…vardsii	18,6					
…onycteris mexicana		2 1 Fall			praenatal	RUSSELL (1962)
…us planirostris		1			praenatal	JONES (1945), JONES (1946) i.A.
…tis						
…odus rotundus	11,5	1		mind. 5 Mo >84		FELTEN (1956) i.A. GOODWIN (1961) i.A.
…s lucifugus		1	1,5—1,7 g	50/60	8/10 PN	WIMSATT (1945, 1960)
…stroriparius		2	1,1;1,15 g		1 Wo	SHERMAN (1930)
…votis	3,48	1		50	3 PN	COURRIER (1927), JOLLER (i. Vorb.)
…rellus abramus		2		~70		UCHIDA (1950) i.A.
…tula	2,73	1—2		~49	3 PN	BARRET-HAMILTON (1910) i.A.
…flavus		2	0 94 g			WIMSATT (1960)
…ceius humeralis		1—4 meist 2			18/24 Std.	JONES (1967)
…philus temminckii		2		105/115		GOPALKRISHNA (1947, 1949) i.A.
…us borealis		1—4 meist 3				COCKRUM (1955) i.A.
…us rafinesquei		1	24 mm 2—4 g	~73	postnatal	PEARSON (1952) i.A.
…itus					7/9 5/6	EISENTRAUT (1936)
…zous pallidus		2		~9 Wo	postnatal	ORR (1954) i.A., COCKRUM (1955) i.A.
…ida brasiliensis		1		~11/12 Wo	b. Geburt	HAMILTON (1943) i.A., SHERMAN z.i. WIMSATT (1960)
…ocephala					b. Geburt	LE CONTE (1831) zit.i. SLIJPER (1960)
…dylura					2 PN	KULZER (1961)

Was mir beim Studieren der Arbeiten und beim Einblick in Myotis-Material vor allem auffiel, ist die Kleinheit der ontogenetischen Stadien. *Myotis myotis* misst bei Lidverschluss 12 mm, *Scotophilus temminckii* sogar nur 6/7 mm. Möglicherweise steht diese Grössenreduktion mit der fliegenden Lebensweise der Mutter in Beziehung.

Zum Habitus neugeborener Fledermäuse finden sich Angaben bei WIMSATT (1960). Der Körper der Neonaten erscheint dem unbewaffneten Auge noch als nackt, lediglich Gesicht und Extremitäten sind leicht behaart. Die Pigmentierung hat erst Schnauze, Ohren, Flughaut und Extremitäten erfasst *(Vespertilionidae)*. Trotz dieses noch recht unfertigen Integumentes liegt bei *Myotis myotis* zum Beispiel schon fortgeschrittene Ossifikation vor, die n. JOLLER (mündliche Mitteilung) Verknöcherungsbeginn im Carpus oder bereits 2—3 Carpus-Zentren umfassen kann. Aus Tabelle 3 ist sodann ersichtlich, dass manche Fledermäuse mit offenen, andere mit geschlossenen Augen zur Welt kommen und dass also neben Nestflüchtern noch Nesthocker sich vorfinden. Die Nesthocker sind allerdings dem Nestflüchterstatus sehr nahe: *Myotis myotis* öffnet die Augen 3, *Myotis lucifugus* 8, *Pipistrellus abramus* 3, *Plecotus auritus* 5/9 Tage nach Geburt. Nestflüchtermerkmale können auch in der reduzierten Jungenzahl gesehen werden, diese kann aber ausserdem als Anpassung an die fliegende Lebensweise der Mutter entstanden gedacht werden. Die *Megachiroptera* scheinen durchwegs nur 1 Junges zu gebären; bei den *Microchiroptera* sind Würfe mit 2—4 Neonaten bekannt *(Nycticeius humeralis* 4, *Lasiurus borealis* 3, hin und wieder 4). Auf den Nestflüchterstatus verweisen die niedrigen Vermehrungsfaktoren. MANGOLD-WIRZ (1966) hat für *Pteropus edwardsi* einen Wert von 1,82 errechnet, für *Pipistrellus noctula* bekommt sie einen Faktor von 2,17, obwohl das Augenöffnen erst kurz nach Geburt sich ereignet. Die Totalindices zeigen mit 12,3 für *Pteropus vampyrus edulis* und mit 18,6 für *P. edwardsi* evoluierende Nestflüchter an; TI von 2,73 für *Pipistrellus noctula*, 3,48 für *Myotis myotis* und 11,3 für *Desmodus rotundus* sind charakteristisch für primitive Nestflüchter und für Nesthocker.

Zum Verhalten neugeborener *Vespertilionidae* liegen n. WIMSATT (1960) Beobachtungen vor: die Neonaten sind sehr aktiv und ihre Bewegungen gut koordiniert. Die Jungen klammern sich möglichst bald nach der Geburt an der Brust der Mutter fest und verbringen hier, an der Zitze saugend, ihre ersten Lebenstage.

Zur Entwicklungsgeschwindigkeit sind Angaben recht schwer zu geben, da nur wenige Tragzeiten bekannt und diese zum Teil durch Temperatureinflüsse veränderbar sind. WIMSATT (1945) berichtet allerdings, dass bei *Myotis lucifugus* die klimabedingten Unterschiede 1—2 Wochen nicht überschreiten. EISENTRAUT (1937) hat bei Temperaturkonstanz für *Myotis daubentonii* 68 Tage Tragzeit gefunden. Neue Untersuchungen an *Myotis myotis* (JOLLER, i. Vorbereitung) sprechen dafür, dass hier die effektive Entwicklungsdauer wohl kürzer als 68 Tage ist.

Xenarthra

Nach Thenius und Hofer (1960) stellen die *Xenarthra* nur noch Überreste einer im Tertiär reich entfalteten Gruppe dar, deren Ursprung in *Proto-Insectivora* der Kreide zu suchen ist. Sie entwickelten sich in S-Amerika in völliger Abgeschlossenheit, weshalb eine Ableitung aus der frühesten Formenstreuung der plazentalen Säuger anzunehmen ist. Es erfolgte dann die Aufgliederung der Gruppe in *Dasypodidae*, *Bradypodidae* und *Myrmecophagidae*, was geschlossen wird aus den übereinstimmenden anatomischen Merkmalen. Fossilmaterial fehlt noch.

So kann es hier besonders notwendig werden, die wenigen paläontologischen Aussagen zur Stammesgeschichte der *Xenarthra* mit Hilfe ontogenetischer Hinweise zu ergänzen. Doch sind auch hier die Kenntnisse bis heute recht lückenhaft. Am meisten hat wohl seit jeher die *Dasypus*-Gruppe ihrer eigenartigen Fortpflanzungsgewohnheiten wegen die Forscher interessiert. *Dasypus hybridus* und *D. novemcinctus* wurden auf ihre Frühentwicklung hin vor allem von Fernandez (1909), Hamlett (1932), Enders (1966) untersucht. Es darf daran erinnert werden, dass *Dasypus* verzögerte Implantation und Polyembryonie aufweist; die Implantationsverzögerung kann 3—4½ Monate dauern, die Aufgliederung eines Blastomerenstadiums zur Entwicklung von 4—7—12 Embryonen führen.

Es ist bei der Dürftigkeit der vorhandenen Daten deshalb als glücklicher Zufall zu werten, dass uns die wenigen bekannten Ontogenesen trotzdem eine Ahnung früherer Mannigfaltigkeit zu vermitteln vermögen.

1. *Geburtsgestalt*

Das gilt vorab hinsichtlich der Gestaltorganisation der Neonaten. Die Eu-NH-Stufe wird von *Chaetophractus villosus* repräsentiert. Die Untersuchung eines Neonaten ergibt, dass trotz einer SST-Länge von 100 mm die Eu-NH-Merkmale noch nicht vollzählig vorhanden sind. Der Meckelsche Knorpel, in den Eu-NH-Stadien anderer *Eutheria* im Gebiet rostral der Augen bereits resorbiert oder verknöchert, hat hier noch seine volle Ausdehnung. Die Metatarsalia und -carpalia sind nicht alle in Verknöcherung. *Dasypus novemcinctus* zeigt bei Geburt eine fortgeschrittenere Organisation: alle Metacarpalia und -tarsalia und die Phalangenglieder sowohl der Hand als des Fusses sind in diaphysischer Ossifikation begriffen; Calcaneus und Talus verknöchern ebenfalls. Kopfschnitte zeigen eine stark ossifizierte Ohrkapsel, vollständig verknöcherte Gehörelemente, einen offenen Meatus acusticus und abgelösten Malleus. Die Ethmoidalregion liegt noch knorpelig vor. Die Gestaltorganisation von *D. novemcinctus* wird nach den Angaben von Parker (1885) auch vom neugeborenen *D. hybridus* erreicht. Als fortgeschrittener denn diese Neonaten der *Dasypodidae* erweisen sich jene der *Bradypodidae*.

Der Tarsus von *Bradypus* ist n. Angaben von Ursing (1932) bei Geburt vollständig ossifiziert, im Carpus finden sich drei Verknöcherungszentren. Für *Choloepus* darf, gestützt auf Angaben von Parker (1885), eine ähnliche Situation wie für *Bradypus* angenommen werden.

2. *Ontogenesetypus*

Chaetophractus, mit geschlossenen Augen und dürftig ossifiziertem Skelett zur Welt kommend, gehört noch zu den Nesthockern; die Öffnung der Augen erfolgt n. Encke (1965) bei *Ch. villosus* erst 32 Tage nach Geburt. *Dasypus novemcinctus* kommt mit offenen Augen zur Welt. Auch bei *Bradypus infuscatus* erfolgt die Lösung der Lidverwachsung intrauterin, doch ist der Neonatus n. Herbig-Sandreuter (1964) noch nicht einmal zu koordinierten Kriechbewegungen fähig; er hält sich am Fell der Mutter und wird während etwa drei Wochen herumgetragen. Das Gebiss ist ausgebildet; bereits am 4. PN schnappt das Junge der mit Fressen beschäftigten Mutter Blätter vom Maul weg, um sie zu kauen. Auch *Choloepus* wird n. Angaben von Sanderson (1956) vom Weibchen herumgetragen. Das Junge klammert sich nach der Geburt an der Brust der Mutter fest; später hängt es rückenabwärts an ihrem Nacken.

Die in Teil 2 besprochene Verlangsamung der Bewegungsentwicklung, die im Zusammenhang mit der Massenvermehrung des Gehirns zustandekommt, ist hier recht auffällig. Sie tritt wie bei den Primaten deshalb postnatal in Erscheinung, weil das Augenöffnen noch nahe bei Geburt liegt. Bei den *Xenarthra* könnte die Verlangsamung intensiviert werden durch die stärkere Massenvermehrung des Kleinhirns, welches n. Mangold-Wirz (1966) an relativer Ausdehnung nur durch *Elephas* noch überboten wird.

Reduktion der Jungenzahl auf 1 oder auf 1—2 (Tab. 4) fehlt nur bei *Dasypus novemcinctus* und *D. hybridus*, bei welchen Polyembryonie mit 4 und mehr Jungen vorliegt.

Zum Verhältnis von Gestaltsituation und Zeitpunkt des Augenöffnens kann ich für *Bradypus griseus* und für *Dasypus novemcinctus* folgende Angaben machen. *Bradypus tridactylus* öffnet n. Boeker (1932) die Augen vor dem Erreichen einer SST-Länge von 85 mm. Nach Ursing (1932) weisen Stadien von 70 bis 90 mm SST im Tarsus einen ossifizierenden Calcaneus auf, die Carpuselemente sind noch vollständig knorpelig. Augenöffnen bei derart dürftiger Gliedmassenverknöcherung spricht nach den Angaben in Teil 3 für relativ rasche Hirndifferenzierung. Bei *Dasypus novemcinctus* habe ich bei einem Stadium von 70 mm SST und offenen Augen in den Gliedmassen einen ossifizierenden Calcaneus und Talus festgestellt. Auch hier liegt rasch ablaufende Hirndifferenzierung vor.

Tabelle 4 lässt uns die Angaben zum O-Typus der *Xenarthra* in der folgenden Weise übersichtsmässig zusammenfassen: ein einziger Vertreter der Gruppe, *Chaetophractus*, vertritt noch den Typus des Nesthockers. *Dasypus novemcinctus*

nit einem TI von 11,7 und koordinierten Bewegungen schon wenige Stunden nach Geburt ist ein primitiver Eu-Nestflüchter, *Bradypus infuscatus* und *Choloepus* ningegen sind Nestflüchter mit Nesthockermerkmalen. Dabei werden TI erreicht, vie sie bei den evoluierten *Rodentia*-Nestflüchtern vorkommen: 20,4 bei *Myrme-ophaga tetradactyla*, 19,5 bei *Choloepus hoffmanni*, 17,5 bei *Dasypus novem-inctus*.

TABELLE 4

Xenarthra, Pholidota

	TI	Wurfgrösse	T	o	Autoren
ecophaga tridactyla		1	190		KENNETH (1943) i.A.
radactyla	20,4				
ous griseus		1	4—6 Mo	vor Geburt	BRITTON (1941) i.A., WISLOCKI (1927)
uscatus flaccidus			~5 Mo	vor Geburt	HERBIG (1964)
lactylus	11,5				BOEKER (1932)
epus didactylus		1	mind. 263		STONE (1957) i.A.
offmanni	19,5				
actus sexcinctus	11,3	1—2			ZUCKERMAN (1952) i.A.
ophractus villosus	11,4	1—2	65 35, 1 Fall	32	KENNETH (1943) i.A., ENCKE (1965)
us novemcinctus	17,5	Polyembryonie, meist 4	4 Mo effektive Entwicklungs-zeit		FERNANDEZ (1909), TABER (1945), NEWMAN et al. (1910)
oridus		7—12 Polyembryonie	~3 Mo effektive Entwicklungs-zeit		FERNANDEZ (1909)
....					
crassicaudata		1 gelegentlich 2			
anica		1			

3. *Entwicklungsgeschwindigkeit*

Die vergleichende Betrachtung von TI und Entwicklungsdauer lässt alle dokumentierten *Xenarthra* als Dehnungsformen erkennen. Gleichzeitig liegt ein noch recht primitiver Zustand des sekundären Kiefergelenks vor, welches den Differenzierungsgrad der *Monotremata* nicht überschritten hat, fehlt doch nach LUBOSCH (1908) den *Xenarthra* ein Discus articularis (*Dasypus villosus*, *novem-cinctus*, *Bradypus tridactylus*, *Tolypeutes tricinctus*, *Myrmecophaga tetradactyla*). *Dasypus novemcinctus* hat n. LUBOSCH nicht einmal eine Gelenkspalte entwickelt, der Condylus ist mit dem Squamosum durch Syndesmose verbunden. Primitiv gebliebener Zustand im SKG und gleichzeitig Verlängerung der Tragzeiten über die Notwendigkeit der tatsächlich erreichten TI hinaus deuten darauf hin, dass schon früh in der Stammesgeschichte der Schritt zu höheren Evolutionsstufen vorbereitet und zum Teil auch erreicht worden ist. Es verharrte dann die Gruppe jedoch auf diesem früh erstiegenen Niveau.

Pholidota

Auch bei den *Pholidota* gehört der Höhepunkt ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung der Vergangenheit an. Funde weisen auf ausgestorbene Arten, die im Falle von *Manis paleojavanica* Längen von 2½ m überschritten haben. Zur Fortpflanzung ist fast nichts bekannt, und n. ASDELL (1964) sind lediglich Angaben zur Wurfgrösse zugänglich.

Manis-Neonaten kommen mit offenen Augen zur Welt, *M. temmincki* n. LANG (1956) mit einer Gesamtlänge von 29 cm jedoch noch unbeholfenem Verhalten. Sich selbst überlassen, wenn die Mutter mit Fressen beschäftigt ist, kriecht es auf allen Vieren und fällt immer wieder um. Während der übrigen Zeit liegt es von der Mutter umschlossen ruhig da. Es liegt damit wie bei den höher cerebralisierten *Xenarthra* ein Nestflüchter mit Nesthockermerkmalen vor.

Gestaltmässig dürfte *Manis temminckii* die Geburtsorganisation von *Dasypus novemcinctus* erreicht haben: n. PARKER (1885) liegt am 2. PN der cochleäre Abschnitt der Ohrkapsel verknöchert vor, die Gehörknöchelchen sind ebenfalls ossifiziert, der Malleus jedoch noch nicht abgelöst. Es kann in dieser Situation eventuell eine Retardierung gesehen werden, die wir bei den *Xenarthra* im Falle von *Chaetophractus sp.*, nicht aber bei *Dasypus novemcinctus* vorfinden. *Manis* besitzt gleich den *Xenarthra* ein primitiv strukturiertes SKG ohne Discus articularis. Der Primitivcharakter wird sodann durch das Vorkommen eines epithelialen Wangenverschlusses belegt, den STARCK (1940) beschreibt. Auch TIMS (1908) ist die seltsam lang beibehaltene Verbindung von Ober- und Unterlippe aufgefallen. Während der rostrale Abschnitt der Verwachsung wie bei den übrigen *Eutheria* im Eu-NH gelöst wird, bleibt sie im Unterschied zu diesen im kiefergelenknahen Bereich von *Manis* erhalten. Dieser Verschluss könnte zeigen, in welcher Weise bei den Übergangsformen von den Reptilien zu den Säugern die ursprünglich grosse Mundspalte in Hinordnung auf das sich entwickelnde SKG verkleinert worden ist, indem Ober- und Unterlippe anfänglich nur durch eine epitheliale Verbindung zu Wangen umgestaltet wurden.

Nach STARCK ist die Verwachsung mit andern Sonderanpassungen als Spezialisierung zur myrmecophagen Ernährungsweise entstanden zu denken, mit dem Zahnverlust, der Umorganisierung der Kaumuskulatur, der wurmförmigen Gestaltung der Zunge und ihrer eigenartigen Beziehung zum Sternum. Doch weist er darauf hin, dass es bei ameisenfressenden Formen schwierig ist, Primitivmerkmale und Spezialisationen auseinanderzuhalten, da ja Myrmecophagie sich vorwiegend bei niederen Säugern findet.

Zur Evolution der Ontogenesen kann gesagt werden, dass in den bekannten Vertretern der Typus des Nestflüchters erreicht worden ist; Nesthocker scheinen nicht vorzukommen. Der Nestflüchter zeichnet sich bei Geburt durch

mangelnde Bewegungsreife aus, so dass in dieser Hinsicht Ähnlichkeit mit gewissen Vertretern der *Xenarthra* vorliegt. Auf mögliche genealogische Zusammenhänge zwischen den beiden Gruppen verweisen n. STARCK (1941) der primitive Zustand des SKG und das Integument. Er vertritt die Auffassung, es hätte zwischen *Pholidota* und *Xenarthra* ein wurzelnaher Zusammenhang bestanden, die sehr ähnliche Hautpanzerung sei wohl nicht durch rein zufällige Anpassung entstanden zu denken. HOFER (1960) lässt die Frage offen, ob eine gemeinsame Stammgruppe anzunehmen sei oder ob sich die *Pholidota* unabhängig aus primitiven *Insectivora* entwickelt haben. SANDERSON (1956) hingegen sieht zwischen den neuweltlichen *Xenarthra* und den altweltlichen *Pholidota* keinen Zusammenhang.

LAGOMORPHA

1. *Gestaltmerkmale der Neonaten*

Die Lagomorpha lassen sich hinsichtlich ihrer Geburtsgestalt als Gruppe charakterisieren, deren früheste Anfänge im Unterschied zu den Insectivora und Rodentia nicht mehr durch rezente Formen vertreten sind: es scheint ihnen Eu-NH als Geburtsstadium zu fehlen.

FRICK et al. (1955) haben einen annähernd geburtsreifen Feten von *Oryctolagus cuniculus* (48 mm) untersucht. Die Ohrkapsel zeigt mit eben einsetzender Verknöcherung ein Überschreiten von Eu-NH an. Die Gehörknöchelchen beginnen zu ossifizieren, der Malleus steht aber noch in Kontinuität mit dem Meckelschen Knorpel. Nach eigener Untersuchung ist auch beim Neonatus der Malleus noch nicht abgelöst. Doch steht *Oryctolagus* dem Stadium MAB nahe: für die Gliedmassen stellt GÄTZI (1969) folgenden Entwicklungszustand fest: alle Phalangenglieder sowie Metacarpalia und -tarsalia sind mit primären Ossifikationszentren versehen, die Epiphysenbildung hat in Vorder- und Hinterextremität eingesetzt; im Tarsus weisen Calcaneus und Talus Ossifikationsbeginn auf; die Carpalia liegen noch vollständig knorpelig vor; Behaarung tritt n. NACHTSHEIM (1935) erst 2—3 Tage nach Geburt auf. PETRI (1935) stellt für *Lepus europaeus* Ossifikation von Calcaneus und Talus fest; die Epiphysenbildung hat eingesetzt und ist jener von *Oryctolagus cuniculus* vergleichbar. *Lepus europaeus* wird gleich den übrigen Vertretern der Gattung mit offenen Augen geboren, während *Oryctolagus* und die übrigen in Tabelle 5 aufgeführten Vertreter der *Lagomorpha* den Lidverschluss erst postnatal lösen. Zum Geburtszustand der *Ochotona*- und *Sylvilagus*-Vertreter kann ich die in Tabelle 5 enthaltenen Angaben machen. Länge, Integumentzustand und postnatale Daten lassen mit grosser Wahrscheinlichkeit vermuten, dass auch sie Übergangsstadien etwa von der Organisation von *Oryctolagus cuniculus* darstellen.

Tabelle 5

Lagomorpha

	TI	Wurf-grösse	T	o	Inte-gument	Geburts-länge	Autoren
Ochotona princeps		meist 3	31	postnatal			Severaid (1950) i. Dieterlen (1963)
O. hyperborea		2—6 m 4,8		nach 8 PN	leicht behaart	60 mm	Haga (1960), Kapitonov (1961)
Romerolagus diazi		1—4 m 3	~1 Mo				Davis (1944) i.A., Leopold (1959) i.A
Lepus arcticus		4—8					Sutton (1932) i.A.
L. americanus		1—7—10 m 3,8	38/36	offen	behaart		Lyman (1943) i.A., Grange (1932), Aldous (1937)
L. californicus		m 2,6	41/47	offen			Haskell (1947) i.A Bronson (1958) i.A Lechleiter (1959)
L. europaeus	10,4	1—5	35/42	offen		140 mm 3 Fälle	Hediger (1948), Wodzicki (1950)
L. timidus	11,3	2,15	42	offen			Haagner (1920) i Perevalov (1956)
Sylvilagus aquaticus		1—5 m 2,8	39/40	postnatal			Hunt (1959) i.A.
S. audubonii		m 2,9	28/30	10 PN	behaart		Dice (1929), Ingles (1941)
S. bachmani		m 4	27 ± 3	10 PN			Mossmann (1955) i Orr (1942)
S. floridanus		m 4,5	26,5/30	6/9	behaart	110 mm	Hendrickson (194 i.A., Schwartz (19 Dieterlen (1963)
Oryctolagus cuniculus	9,77	8,1 ± 2	31 29/33	10 PN	nackt	m 86,6 mm	Hammond (1934) i Nachtsheim (1935 Orr (1942), Roshan (1953), Waterman (1943)

2. *Ontogenesetypus und Zeitverhältnisse*

Während also die Gattung *Lepus* Nestflüchter und zwar nach den von Mangold-Wirz (1966) gegebenen TI primitive Nestflüchter enthält, können wir die übrigen *Lagomorpha* als dem Nestflüchterstatus nahe Übergangsformen eingliedern. Die beiden Gruppen unterscheiden sich nach Tabelle 5 weder in Wurfgrösse noch -zahl. Reduktion der Jungenzahl ist sowohl beim Nestflüchter *Lepus europaeus* als bei der Übergangsform *Sylvilagus* festzustellen, Nichtreduktion bei *L. arcticus* und *L. americanus* mit 8 und 10 Jungen wie bei *Oryctolagus cuniculus* mit einer Wurfgrösse von etwa 8.

Für *Lepus europaeus* und *Oryctolagus cuniculus* lassen sich Aussagen zur relativen Entwicklungsgeschwindigkeit des Gehirns machen. *Lepus europaeus* mit Augenöffnen in MAB und *Oryctolagus cuniculus* mit Lösung des Lidverschlusses bei nahezu abgeschlossener Gliedmassenossifikation repräsentieren dabei zwei

Extreme, indem *Lepus* rasche, *Oryctolagus* hingegen langsame relative Hirnentwicklung aufweisen. Bei *Oryctolagus* fehlen nach den Angaben von GÄTZI (1969) bei Augenöffnen und 10 PN im Carpus die Knochenkerne im Centrale, Trapezoid und Capitatum.

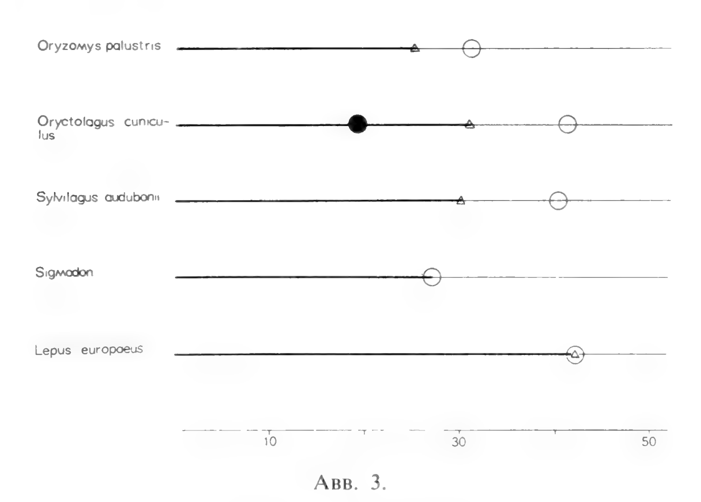


ABB. 3.

Zeitpläne von *Lagomorpha*.
Vergleich mit den Zeitplänen der Nager *Oryzomys palustris* und *Sigmodon hispidus*.

Wir vergleichen in Abbildung 3 die Zeitpläne der bekannteren Formen mit jenen von *Rodentia*, welche je entsprechende Geburtssituation aufweisen: *Oryctolagus cuniculus* mit *Oryzomys palustris*, *Lepus europaeus* mit *Sigmodon*. Diesen Formen gegenüber mit meines Wissens kürzesten bekannten Entwicklungsdauern müssen alle *Lagomorpha* als Dehnungsformen oder als an der Grenze zu diesen stehend bezeichnet werden.

PRIMATES

Aussagen zur Evolution der O-Typen der Primaten sind durch verschiedene Umstände erschwert: 1. ihre Embryonalentwicklung ist noch weitgehend unerforscht, und die meisten der wenigen beschriebenen Stadien sind nicht datiert. 2. Selbst die Gestaltorganisation der Neonaten ist für viele Arten noch unbekannt. Am besten sind die vor allem von SCHULTZ bearbeiteten *Pongidae* dokumentiert. Den Ossifikationszustand weiterer Formen konnte ich dank des von Hr. Prof. Portmann während langen Jahren gesammelten Materials selber untersuchen. Bezüglich der systematischen Stellung der *Tupaiiformes* haben sich wohl eine Mehrzahl von Primatologen dahin geeinigt, diese Formen den *Prosimiae* und nicht mehr den *Insectivora* zuzugliedern.

1. *Intrauterine Gestaltstadien*

a. Entwicklungszustand bei Lidverschluss

Der Lidverschluss der Primaten erfolgt bei Stadien, die im allgemeinen eine SST-Länge von 25/30 mm aufweisen. Tabelle 8 (Teil 1) führt für die bekannten Formen Einzelwerte auf. In Tabelle 10 (Teil 1) sind die folgenden Lidverschluss-Feten auch hinsichtlich ihrer Kopf- und Gliedmassenmerkmale detailliert als VF-Stadien charakterisiert worden: *Tupaia javanica* 22/24 mm, *Microcebus murinus* 15,5 mm, *Tarsius spectrum* 21/24 mm, *Nycticebus tardigradus* 29 mm (g.L.), *Papio hamadryas* 33 mm; *Macaca mulatta* mit 44 (SCHULTZ, 1937) und *M. cynomolgus* mit 39 mm SST (KEIBEL, 1906) bei Lidverschluss fallen mit ihren grösseren Längen auffällig aus der Reihe.

TABELLE 6

Gestaltstadien von Homo sapiens

	GLIEDMASSEN		KOPF	
O'RAHILLY et al. (1957)	22-23 mm 45/47 ET	Humerus, Radius Femur, Tibia		
CURGY (1965)	VF 33 mm 50 ET	Humerus, Radius, Ulna Femur, Tibia, Fibula		
FAWCETT (1910)			30 mm	Jugale, Maxillare, Palatinum, Vomer (Spu[illegible] Pterygoid, Dentale
SZIALLAS (1953)			42 mm	erstes Auftreten des Pari[illegible]
NOBACK (1944)	38 mm 64 ET	Metacarpalia 2,3,4 Endphalangen Hand 1—5 Metatarsalia 2,3 Endphalange Fuss 1	38 mm 64 ET	alle Deckknochen erste Ersatzossifikation (Exoccipitale, Alisphen[illegible]
SCHAEFFR (i. BLECHSCHMIDT (1963)	EU-NH 49 mm 70/71 ET	Metacarpalia 1—5 Endphalangen 1—5 Metatarsalia 1—5 Endphalangen 1—5	VF 49 mm 70/71 ET	alle Deckknochen, Supr[illegible] occipitale
MACKLIN (1921)			43 mm	alle Deckknochen mit Ausnahme des Nasale. Basioccipitale, Alisphen[illegible] und Exoccipitale
VINOGRADOFF (1910), NOBACK (1944)	56 mm	Metacarpalia 1—5 Endphalangen 1—5 Grundphalangen 2—4 Metatarsalia 1—5 Endphalangen 1—5	55 mm	SKG noch nicht ausgebildet, lediglich seine knöchernen Elemente si[illegible] vorhanden
VINOGRADOFF (1910)			65 mm	SKG mit Gelenkflächen Meniscus und Gelenkspalten
MOFFETT (1957)			75 mm	Gelenkspalten im SKG

TABELLE 6 *(Fortsetzung)*

	GLIEDMASSEN		KOPF	
K (1944)	88 mm	vorn alle Phalangenglieder hinten alle ausser Grundphalangen 4,5	88 mm	Basisphenoid, Orbitosphenoid
			EU-NH	
CH (1963)			93 mm	alle Deckknochen Exoccipitale, Basioccipitale Supraoccipitale
K (1944)	105 mm	vorn und hinten alle Phalangenglieder		
IY (1954)			120 mm	Beginn der Ossifikation am Malleus
K (1944)	139 mm	Calcaneus	139 mm	Malleus, Incus, Ohrkapsel in Verknöcherung
IY (1954)			161 mm	Ohrkapsel grossteils ossifiziert, Incus und Malleus in Verknöcherung, Stapes perichondral verknöchert.
K (1944), N (1898)	175 mm 5 Mo	Calcaneus	180 mm	Verdünnung des Meckelschen Knorpels
IT (1957)			220 mm 7 Mo	Verbindung zwischen Malleus und Meckelschem Knorpel sehr dünn
(1965)	6/9 Mo	Talus		
	MAB		MAB	
NY (1954), (1965)	Calcaneus und Talus mit 6/9 Mo		222 mm 25 Wo	Malleus abgelöst

Bei *Homo sapiens* geschieht die Lidverwachsung nach übereinstimmenden ngaben verschiedenster Autoren (ASK, 1908; BLECHSCHMIDT, 1963; HOCHSTETTER, 954; KEIBEL et al. 1908; SCHULTZ, 1937, u.a.) bei 30/33 mm SST. Es ist zu dieser eit das für VF charakteristische Merkmalskorrelat jedoch lediglich bezüglich der liedmassen (O'RAHILLY et al., 1957), des Urogenitalsystems (HOCHSTETTER, 954; LUDWIG, 1957) und des sekundären Gaumens (YOKOH, 1967; HOCHSTETTER, 936) vorhanden. Die für VF typischen Kopfmerkmale im Skelett werden n. ACKLIN (1914) etwa von einem Stadium von 40 mm und n. NOBACK (1944) bei inem Feten von 38 mm SST erreicht. Verspätet treten relativ zur Ausbildung der idverwachsung sodann die für Stadium VF anderer *Eutheria* charakteristischen lirnmerkmale, nämlich erst bei Feten von 50 mm SST auf.

Altersangaben für VF-Stadien sind mir einzig für *Macaca mulatta* (53 ET . HEUSER et al., 1941; 50 und 53 ET n. SCHULTZ, 1937) sowie für *Homo sapiens* 50 ET n. SCHULTZ, 1937) bei eben vollzogenem Lidverschluss bekannt. Wir nüssen dabei daran denken, dass die Altersbestimmungen junger menschlicher Keime n. STREETER (1942) durch Parallelisierung mit datiertem *Macaca mulatta*-

Material geschieht, und dass diese Angaben nur an wenigen zeitlich bekannten Einzelfällen von *Homo* nachgeprüft werden können.

Eine dritte Altersangabe betrifft *Papio ursinus*. Nach HEUSER et al. (1954) entspricht ein Stadium von 34 Somiten und 30 Tagen etwa einem *Macaca mulatta*-Embryo von 26, ein *P. ursinus* von 34 ET etwa einem Makaken von 29 ET. Das Lidverschluss-Stadium von *Papio* dürfte deshalb als etwas älter geschätzt werden als Stadium VF von *Macaca mulatta*.

b. Ältere Gestaltstadien

Bevor ich weitere Entwicklungsstadien der Primaten vorstelle, seien Material und Autoren kurz aufgezählt. HILL (1937) dokumentiert durch Masszahlen und Habitusbeschreibungen die Gestaltentwicklung von *Semnopithecus priam thersites* ausführlich. SCHULTZ (1940) geht mit einem Material von 13 praenatalen und 3 postnatalen datierten Stadien auf die Ontogenese von *Pan troglodytes* ein und gibt vor allem Angaben zu Wachstum, Proportionsverschiebungen und Ossifikation. Eine ähnlich umfassende Arbeit von SCHULTZ (1937) betrifft *Macaca mulatta* mit 26 ebenfalls datierten praenatalen Stadien. van WAGENEN (1964) hat sich später ausschliesslich den Ossifikationsprozessen der Gliedmassen von *Macaca mulatta* gewidmet. Über Wachstum und Entwicklung des *Orang-Utan* orientiert SCHULTZ (1941) anhand von 5 Feten, 2 Neonaten und einer Reihe postnataler, juveniler und adulter Stadien. Mit einer Stadienfolge ist auch die Ontogenese von *Mycetes (Alouatta)* in der Literatur belegt. FRETS (1912) bearbeitet *M. seniculus* von 43 mm SST, WACHNITZ (1939) von 107 mm. Bei HOFER et al. (1963) finden sich Angaben über *Mycetes sp.* von 83 mm SST. *M. seniculus* von 106 mm SST wird von TOLDT (1914), ein Zwillingspaar dieser Art von 105 und 111 mm SST von SCHULTZ (1921) beschrieben; SWINDLER et al. (1968) orientieren über die Ossifikation des Rumpfes und der Gliedmassen von 19 Stadien *M. caraya*. SCHULTZ (1924) bearbeitet 3 Feten von *Colobus angolensis*. RICKENMANN (1957) verfolgt die Ontogenese des Beckens und der Gliedmassen an 8 mit Altersangaben versehenen Gorillafeten und 5 nach Schätzung datierten *Semnopithecus (Presbytis)*-Stadien. Unter den Gorilla-Feten findet sich jener von DENIKER (1886) bearbeitete von 135 mm SST und der von BOLK (1926) beschriebene von 170 mm SST. Mit der Morphogenese des Chondrocraniums von *Loris tardigradus* beschäftigt sich anhand verschiedener Stadien RAMASWAMI (1957), mit jener von *Tupaia glis* SPATZ (1964, 1967). FREI (1938) bearbeitet einen 39 mm langen Feten von *Avahis laniger*, HOFER et al. (1963) vermitteln Angaben zu *Cebus fatuellus* von 60 mm SST, DENIKER (1886) untersucht *Hylobates lar* von 142 mm und 7/8 Mo. Angaben zur Behaarung und zum Zustand des Lidverschlusses verschiedener Arten finden sich bei SCHWALBE (1911), FREDERIC (1905) und TRINCHESE (1870).

Die Verwertung der Daten der genannten Autoren erlaubt die Zugliederung der Feten zu bestimmten Gestaltstadien. Ein relativ junges Schimpansen-

TABELLE 7

SST-Längen von Primaten-Ontogenese-Stadien mit je übereinstimmenden Gestaltmerkmalen

	VF	Eu-NH		MAB
es	*M. seniculus* 29	*M. seniculus* wenig länger als 43	M. sp. 83	
fatuellus			60	
ca mulatta	44	>80	um 113	131
hamadryas	33		85	
opithecus	S. maurus 26	S. maurus 53	S. pruinosus 70	S. sp. 136
us angolensis				134
pygmaeus			(145)?	145
roglodytes			71	um 122
a gorilla				135

)as zwischen Eu-NH und MAB vermittelnde Stadium zeichnet sich aus durch ossifizierende Metacar- und -tarsalia, durch primäre Verknöcherungszentren in allen Phalangen und durch ein verknöcherndes selement. Längen für *Macaca mulatta* n. SCHULTZ (1937); übrige Autorenhinweise s. Text.

stadium von 71 mm SST (SATRCK, 1960) und ein gleichlanges von 70 mm SST und 126 ET (SCHULTZ, 1940) steht zwischen Eu-NH und MAB. Nach der Abbildung eines Röntgenogramms bei SCHULTZ sind in den Extremitäten alle Phalangenglieder, die Metacarpalia 1—5, die Metatarsalia 1—5, sowie der Calcaneus mit primären Ossifikationszentren versehen. Der Einblick in die Schnittserien von Hand und Fuss des von STARCK bearbeiteten Feten belegt für dieses Stadium einen völlig entsprechenden Ossifikationszustand. Im Kopf ist Ersatzverknöcherung ausser im Alisphenoid, im Supra-, Ex- und Basioccipitale und Basisphenoid auch in der Ohrkapsel (Prooticum) und in der Nasenkapsel im Bereich der Lamina infracribrosa vorhanden. Das sekundäre Kiefergelenk ist voll ausgebildet, im primären eine Gelenkspalte jedoch noch nicht entstanden. Malleus, Incus und Stapes bestehen noch aus Knorpel. Der Lidverschluss ist in der Serie von Hr. Prof. STARCK noch völlig intakt, der Nasenpfropf nicht abgebaut.

Ein diesem Schimpansenfeten vergleichbares und also zwischen Eu-NH und MAB einzuordnendes Stadium liegt in *Propithecus* sp. (STARCK, 1962) mit 26 mm grösster Kopflänge vor. FRETS (1914) gibt für *Propithecus* sp. mit 22,5 mm Kopf-

länge 65 mm SST. Möglicherweise ist der von STARCK beschriebene Fetus ungefäh gleichlang wie der von ihm bearbeitete Schimpanse.

Vergleichbare Organisation wie *Pan troglodytes* 71 mm dürften nach Angaben von HOFER et al. (1963) ausserdem *Cebus fatuellus* von 60 mm und *Mycetes sp.* von 83 mm SST haben. *Mycetes* mit Ossifikation im Praesphenoid hat Eu-NH überschritten. Bei SWINDLER et al. (1968) wird für ein Stadium von 84 mm SST für die Gliedmassen angegeben die Ossifikation aller Metacarpalia und -tarsalia sowie aller Phalangenglieder; im Unterschied zum Schimpansen von 70/71 mm SST ist jedoch der Calcaneus noch ohne Verknöcherungszentrum. Die *Pan* vergleichbare Gliedmassenstufe wird n. SWINDLER et al. (1968) und n. SCHULTZ (1921) mit 111 mm SST erreicht. WACHNITZ (1939) gibt für einen ähnlich alten Feten von 107 mm SST geschlossene Augen und noch bestehenden Nasenpfropf an. Ähnlich wie *Pan troglodytes* von 71 mm SST ist sodann *Papio hamadryas* von 85 mm SST organisiert. Auch hier liegt Ossifikationsbeginn im Calcaneus vor, die Ohrkapsel ist noch weitgehend knorpelig, der Malleus zeigt Verknöcherungsbeginn, im SKG ist keine Gelenkspalte ausgebildet.

DENIKER (1886) und RICKENMANN (1957) haben ein relativ junges *Gorilla*-stadium bearbeitet. Der weibliche Fetus misst n. RICKENMANN 135 mm SST er datiert den Feten mit 18/19 Wochen, DENIKER gibt sein Alter mit 5—6 Mo an Die Augenlider sind noch vollständig verwachsen, die Kopfelemente mit Ausnahme der Ethmoidalregion weitgehend ossifiziert. Die sehr ausgedünnte Verbindung zwischen Malleus und Meckelschem Knorpel-Rest befindet sich in der Umwandlung zu bindegewebigem Material. Im Fuss finden sich Ossifikationszentren im Calcaneus und Talus (CURGY, 1965, führt für dieses selbe Stadium nur einen ossifizierten Calcaneus an): Kopf und Gliedmassen entsprechen dem Stadium MAB. Der weibliche Fetus von *Hylobates lar* (200 mm, 7/8 Mo) weist Knochenzentren im Calcaneus, Talus und Cuneiforme auf, in der Ethmoidalregion ist die Lamina papyracea ossifiziert. Die Carpalia sind noch knorpelig. In beiden Feten hat die Epiphysenverknöcherung noch nicht begonnen.

Der jüngste von SCHULTZ (1941) bearbeitete männliche *Orang-Utan*-Fetus misst 145 mm SST und trägt als einziger der 5 in der Materialliste aufgeführten Feten eine Altersbezeichnung: „not over 6 months 11 days old". CURGY (1965) gibt vollständig ossifizierte Metacarpalia und -tarsalia und Phalangen sowie Verknöcherung im Calcaneus an. Orang-Utan wäre also doppelt so lang wie Pan von gleicher Gliedmassenorganisation. Das von TRINCHESE (1870) beschriebene Stadium, das nach der Abbildung und dem dort angegebenen Massstab 133, nach Text 185 mm SST misst, steht kurz vor vollendeter Lösung des Lidverschlusses. Der Autor stellt fest, dass ein leichter Zug genügt habe, um die Lider zu trennen.

Eine ziemlich gut dokumentierte Ontogenese-Reihe liegt bei Berücksichtigung verschiedener Autoren für *Semnopithecus* vor. HENCKEL (1928) und

FISCHER (1903) beschreiben ein Stadium von 53 mm SST: dem Deckknocheninventar fehlt noch ein Interparietale, im SKG ist die Gelenkspalte in Bildung: der Fetus dürfte kurz vor Erreichen des Stadiums Eu-NH stehen. Das nächst ältere Stadium von 70 mm SST und n. RICKENMANN 50/80 Tagen hat in den Gliedmassen Eu-NH überschritten, indem der Calcaneus ein Ossifikationszentrum aufweist. Stadium MAB wird in den Gliedmassen von einem Feten von 136 mm und 90/115 ET erreicht. Im Kopf sind zu dieser Zeit mit einer verknöcherten Bogengangregion MAB-Merkmale schon eher überschritten. Ein Fetus mit offenen Augen misst 155 mm und zählt 105/130 Tage, hat aber noch den mit 136 mm SST erreichten Gliedmassenstatus. Auch das von WIEDERSHEIM (1901) bearbeitete Stadium von 142 mm SST scheint nach der Abbildung offene Augen zu haben. HILL (1937) gibt für *Semnopithecus priam thersites* Öffnen der Augen bereits mit 135 mm SST an.

Colobus angolensis (SCHULTZ, 1924) erreicht Organisation MAB in den Extremitäten bei einem Stadium von 134 mm SST und zeigt zu dieser Zeit ein ossifiziertes Petrosum.

Mycetes seniculus stellt bei einer SST-Länge von 43 mm (FRETS, 1912) ein frühes Eu-NH-Stadium dar. Bei einem 107 mm langen Feten sind n. WACHNITZ (1939) die Augen noch immer geschlossen. Die Länge des Neonaten beträgt n. NAPIER 170 mm; die Organisation MAB ist bei Geburt überschritten.

Diese absichtlich recht detailliert dargestellten Befunde sind in Tabelle 7 zusammengefasst. Die Übersicht lässt erkennen, dass mit Ausnahme von *Macaca mulatta* Feten von vergleichbarem Ossifikationszustand relativ übereinstimmende Längen aufweisen.

2. *Geburtsorganisation*

Die über den Ossifikationsgrad weniger Primaten orientierende Tabelle 8 enthält nach der Systematik i. FIEDLER (1956) geordnete Neonaten; es wird ihnen die Bezeichnung MAB dann beigefügt, wenn es sich um Formen handelt, bei welchen die Lösung des Lidverschlusses sich auf Gestaltstufe MAB vollzieht. Eigene mit Hilfe von Aufhellungspräparaten durchgeführte Untersuchungen an Einzelformen betreffen *Perodictius potto*, *Galago senegalensis*, *Cebus capucinus*, *Callithrix jacchus*, *Macaca irus* und *M. silenus*.

Beim 72 mm messenden *Galago*, den ich vom Zoologischen Garten Basel als von Liebhabern zugestellter Neonat eines *Galago senegalensis* geschenkt bekam, handelt es sich nach Hr. Prof. E.G.F. Sauer, Bonn, eventuell um einen *G. crassicaudatus* oder um einen mindestens 8 Tage alten *G. senegalensis*.

Längen- und Gewichtsangaben sind in NAPIER (1967) nach verschiedenen Autoren umfassend berücksichtigt.

TABELLE 8

Gestaltzustand der Primaten: Ossifikation der Gliedmassen bei Geburt

	Primäre Ossifikationszentren im Tarsus haben	Primäre Ossifikationszentren im Carpus haben	Vorhandene Epiphysen- und Apophysenkerne
Tupaia glis ALTNER (1968)	Calcaneus, Talus		
Microcebus murinus ALTNER (1968), NAPIER (1967)	Stadium von 34/41 mm: Calcaneus, Talus, Naviculare Länge des Neonatus: 37/50 mm		
Perodictius potto MAB-Form	Calcaneus, Talus		
Galago senegalensis, MAB-Form?	Calcaneus, Talus Naviculare		Femur: distal
Mycetes caraya SWINDLER et al. (1968)	Calcaneus, Talus	Triquetrum, Hamatum	
Cebus capucinus MAB-Form?	Calcaneus, Talus	Triquetrum	
Callithrix jacchus MAB-Form? PETRI (1935)	Calcaneus, Talus		
Macaca mulatta van WAGENEN (1958, 1964), SCHULTZ (1937)	alle Tarsalia	alle Carpalia ausser Multangulum majus	Femur: distal, Tibia 1 proximal, Fibula: distal, Humerus: 2 proximal, 1 distal, Radius: distal, Ulna distal
Macaca irus	4 Tarsalia	4 Carpalia	Femur: distal, Tibia 1 proximal, distal, Humerus: 3 proxim[illegible] Radius: proximal, distal
M. silenus	6 Tarsalia	alle Carpalia	Tibia: distal, Fibula distal, Humerus: 3 proximal, 1 distal, Radius: distal, Ulna distal
Papio sp. SCHULTZ (1968)	nicht angegeben	7 Carpalia	Humerus: 2 proxim[illegible] 2 distal, Radius: proximal, distal, Ul[illegible] distal
Theropithecus gelada SCHULTZ (1968)	nicht angegeben	4 Carpalia	Humerus: 2 proxim[illegible] 1 distal, Radius: proximal, distal, Ul[illegible] distal
Semnopithecus sp. RICKENMANN (1957)	Calcaneus, Talus Naviculare, Cuboideum, Cuneiforme 1—3	Triquetrum, Hamatum, Scaphoid, Semilunare, Multangulum majus	Femur: 1 proximal, 1 distal, Tibia: 1 pro[illegible] mal, distal Fibula: distal, Humerus: 1 distal, Radius: dis[illegible] Ulna: distal
Nasalis larvatus SCHULTZ (1942)	5 oder 6 Elemente	5 Elemente	?
Hylobates MAB-Form? SCHULTZ (1956),	Calcaneus, Talus Cuboideum, Cuneiforme 2,3	Hamatum, Capitatum	Humerus: 2 proxim[illegible] Radius: distal, Ulna distal

TABELLE 8

	Primäre Ossifikationszentren im Tarsus haben	Primäre Ossifikationszentren im Carpus haben	Vorhandene Epiphysen- und Apophysenkerne
Y (1965) *pygmaeus* -Form LTZ (1941, 1934)	Calcaneus, Talus, Naviculare, Cuboideum, Cuneiforme 3	Hamatum, Capitatum	Humerus: 1 proximal, 1 distal, Radius: distal
roglodytes -Form LTZ (1934, 1956)	Calcaneus, Talus	Hamatum, Capitatum	Femur: 1 proximal, Tibia: 1 proximal, distal, Humerus: 1 distal, Radius: distal
a gorilla -Form LTZ (1956), Y (1965)	Calcaneus, n. DENIKER (1886) auch Talus	Hamatum	Humerus: 1 proximal, Radius: proximal und distal
sapiens -Form CK (1944)	Calcaneus, Talus		Femur: 1 distal, Tibia: 1 proximal

Es ergeben sich drei Gruppen von Neonaten:

— Eine erste umfasst Formen, die bei Geburt so dürftig ossifiziert sind wie der neugeborene *Lepus europaeus*; sie öffnen wie dieser die Augen kurz vor Geburt. Es handelt sich um MAB-Formen, und es gehören zu ihnen *Perodictius potto*, *Galago senegalensis*, *Callithrix jacchus*.

— Bei den Primaten der zweiten Gruppe erfolgt intrauterines Augenöffnen in MAB, bei Geburt sind jedoch etwas fortgeschrittenere als MAB-Merkmale festzustellen. Zu diesen Neonaten gehören *Cebus capucinus*, *Macaca irus*, *Semnopithecus*, *Pongo pygmaeus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*.

— Eine dritte Gruppe von Primaten mit intrauterinem Augenöffnen höchst wahrscheinlich nach MAB (sicher bei *Macaca mulatta*) umfasst Neonaten von recht fortgeschrittener Verknöcherungsstufe: *M. mulatta*, *Papio sp.*, *Theropithecus gelada*, *Nasalis larvatus*.

3. *Zeitpläne*

Macaca mulatta realisiert gemäss Angaben in Teil 1 in Vorder- und Hintergliedmassen, *M. sinica* auch im Kopf Merkmale, welche die übrigen *Eutheria* zur Zeit der Lidverwachsung charakterisieren. Stadium Eu-NH wird (ausgenommen in den Endphalangen) vorn mit 70/72, hinten mit 70/74 Tagen erreicht; es sind aber zu dieser Zeit bereits die Mittelphalangen verknöchert. Die distalen Phalangen ossifizieren mit 75 ET. Ich trage in den Abbildungen 4 und 5 ein zwischen Eu-NH und MAB vermittelndes Stadium mit Verknöcherung aller Metacarpalia und aller Phalangenglieder sowie Ossifikationsbeginn im Calcaneus ein; es entspricht dem Geburtszustand von *Mus musculus* und wird von *Macaca mulatta*

mit 90 ET realisiert. Die Merkmale von Stadium MAB sind in den Extremitäten mit 100 ET vorhanden: Calcaneus und Talus weisen je ein Ossifikationszentrum auf. Befunde zur Situation des SKG zu diesem Zeitpunkt sind mir unbekannt. Wir stellen in Abbildung 4 *Macaca mulatta* die Zeitpläne von *Prosimiae* und von *Callithrix jacchus* gegenüber. *Macaca* öffnet die Augen nach 140, *Tupaia glis* n. 65, *Microcebus murinus* n. 62, *Galago senegalensis* n. 120 ET und *Callithrix jacchus* nach etwa der gleichen Ontogenesedauer wie *M. mulatta*. Es ist bei diesen ver-

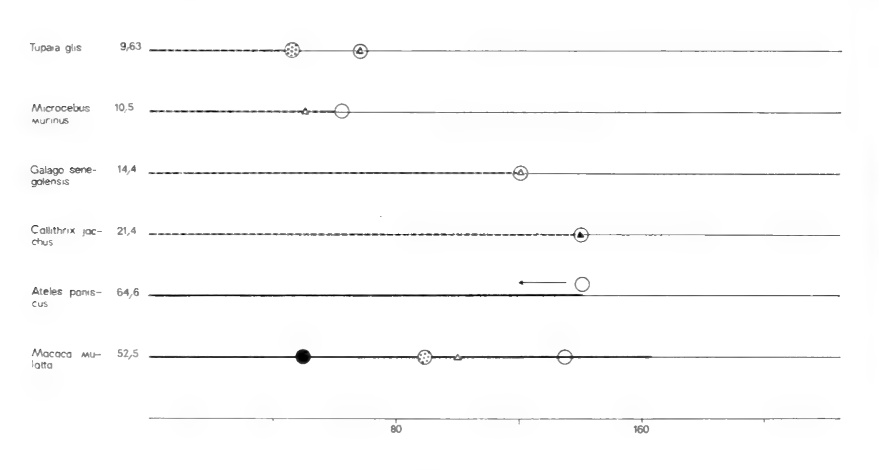


ABB. 4.

Zeitpläne von Primaten 1.
Die bekannten *Prosimiae* sowie *Callithrix jacchus* sind Dehnungsformen. Weniger als die von *Callithrix jacchus* bis Geburt verwendete Zeit genügt bei *Ateles paniscus* mit dreimal höherem TI zur Realisierung des Stadiums mit offenen Augen.

glichenen Formen langsame Entwicklung festzustellen. Rasch wie bei *Macaca mulatta* verläuft auch bei *Ateles paniscus* die Differenzierung, wird er doch mit einem TI von 64,6 nach der gleichen intrauterinen Entwicklungsdauer geboren wie *Callithrix jacchus* mit TI 21,4.

Abbildung 5 stellt den Zeitplan von Homo sapiens im Vergleich mit den Verhältnissen von *Macaca mulatta*, *Pan troglodytes*, und *Semnopithecus* dar. Es zeigt diese grafische Darstellung aufs neue, dass beim Menschen die bis MAB benötigte Zeit unverhältnismässig kurz ist. Weitere Zeitangaben sowie Daten zu Wurfgrösse und Laktationsdauer finden sich in Tabelle 9.

4. *Ontogenesetypus und Brutpflege*

a. Ontogenesetypen der Prosimiae (Tab. 10)

Wir betrachten die *Prosimiae* vorerst lediglich aufgrund der bei Geburt realisierten Körper- und Hirnmerkmale und ohne Rücksicht auf das Verhalten der Mutter. Dann stellen wir primitive Nesthocker fest, die in den beiden

näher dokumentierten Fällen mindestens einen Übergang zur Gestaltstufe MAB erreicht *(Tupaia glis)* oder sie überschritten haben *(Microcebus murinus)*. *Tupaia glis* wird n. SPRANKEL (1961) fast nackt geboren; die Augen öffnen sich nach 14/20 PN, die Fellentwicklung ist mit 20 PN abgeschlossen, selbständiges Fressen setzt mit 19 Tagen ein. Zur Zeit der Lidtrennung beginnt Laufen mit abgehobenem Körper; 3 Tage nach Augenöffnen verlässt *Tupaia* ihr Nest.

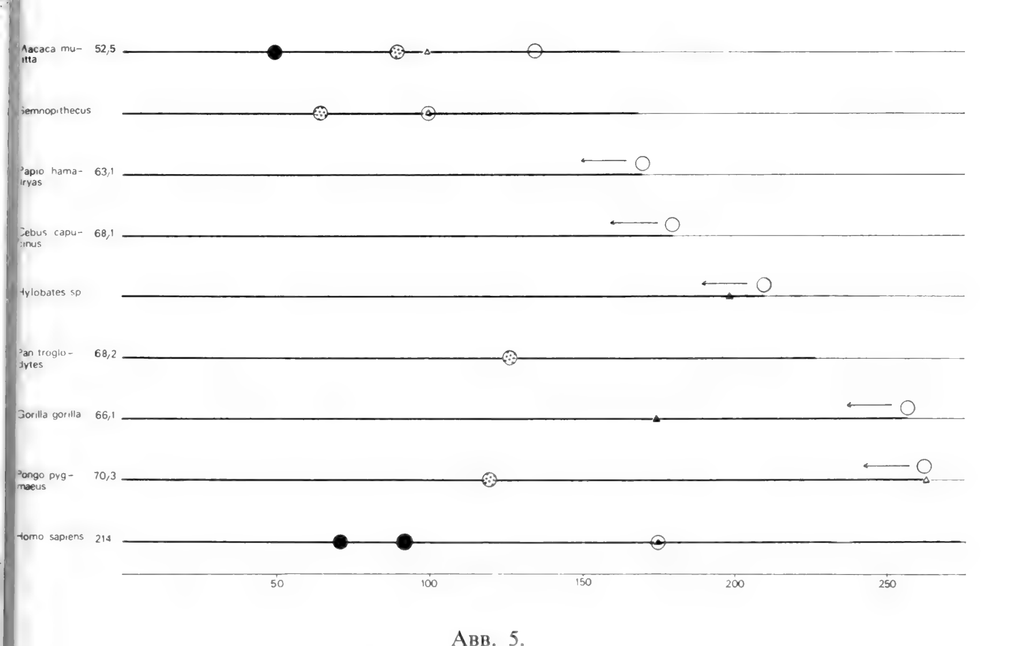


ABB. 5.

Zeitpläne von Primaten 2.
Die Stadiensymbole für *Homo sapiens* betreffen die im Kopf zur eingetragenen Zeit vorhandenen Merkmale.

Microcebus murinus ist innerhalb der *Prosimiae* n. SCHULTZ (1948) noch die einzige typisch multipare Form. Die Jungen kommen n. PETTER-ROUSSEAUX (1962) fast nackt zur Welt. Augenöffnen erfolgt vier Tage nach Geburt.

Der Typus des primitiven Nestflüchters dürfte durch *Cheirogaleus major* und *Galago crassicaudatus* vertreten sein. *Cheirogaleus major* kommt n. PETTER-ROUSSEAUX (1962) zwar mit noch geschlossenen Augen zur Welt, öffnet sie aber bereits einige Stunden nach Geburt. Die Jungen kriechen schon mit einem Tag herum und sind mit 11 PN zum Klettern fähig.

Auch *Galago crassicaudatus* mit vor Geburt sich öffnenden Augen ist n. LOWTHER (1940) sofort zu lokomotorischen Leistungen fähig. *Tarsius spectrum* erklettert n. CLARK Le Gros i. LOWTHER (1940) schon am ersten Tag senkrechte Stämme. *Lepilemur mustelinus*, mit wohlentwickeltem Fell geboren, klettert n.

TABELLE 9

Primates: Tragzeiten und Wurfgrösse

	TI MANGOLD	Tragzeit n. ASDELL (1964) NAPIER (1967) N	Wurfgrösse	Laktationsdauer NAPIER (1967)
Tupaia glis	9,63	46/50 41/50 N	gew. 3, 1—4	etwa 28 Tage
T. montana		49/51 SORENSON et al. (1968)		
Urogale everetti		< 50 54—56 N	1—2	
Hapalemur griseus		160	1	
Lemur catta		~4½ Mo 120—135 N	1	
L. macaco	18,9	~5 Mo	1—(2—3)	
Lepilemur mustelinus		4—5 Mo 120—150 N	1	75 Tage
Cheirogaleus major		70 N	2—3 N	
Microcebus murinus	10,5	59—62	2—3(4)	
Propithecus verreauxi		5 Mo	1	
Indri indri		60		
Loris tardigradus		> 5 Mo 171, 1 Fall	1—2	
Nycticebus coucang	(20,9)	174, 193		
Arctocebus calabarensis		131 N		
Galago senegalensis	(14,4)	4 Mo	1, selten 2	etwas mehr als 4 W
G. crassicaudatus		130, 135 N	2	
Tarsius spectrum	16,6	~6 Mo N	1	
Aotes trivirgatus	28,2		1—2	
Mycetes seniculus		~139	1	18—24 Mo
Saimiri sciureus		168—182	1, selten 2	
Cebus apella	67,6	~6 Mo	1	
Ateles paniscus	64,6	139		12 Mo und mehr
Lagothrix cana		8 Mo 10 Tg. ~225 Tg. N		
Callithrix jacchus	21,4	140/150	1—3, gewöhnlich 2	6 Mo
Leontocebus rosalia	25,1	132/134, 2 Fälle	2	
Macaca cyclopis		163		
M. fuscata	50,1	m 5, 43 Mo	1	
M. irus	50,0	160—170		
M. mulatta	52,5	m 163 ± 1		
M. nemestrina	57,5	171, 1 Fall		
M. radiata		153, 166, 169		
Cynopithecus niger		~165		
Papio comatus (ursinus)		m 187		5—8 Mo
P. cynocephalus		170		
Comopithecus hamadryas	63,1	~170	1, selten 2	
Mandrillus sphinx	63,1	220—270		
M. leucophaeus		245 N		
Cercopithecus aethiops		~7 Mo	1	
C. talapoin	50,1	180—213 N	selten 2	6 Mo
Presbytis entellus		168 N	1—2	
Nasalis larvatus		~166		
Hylobates syndactylus		230, 231, 235 210 N	1	
Symphalangus syndactylus		230—235 N		
Pongo pygmaeus	70,3	8—9 Mo 275 N	 1	
Pan troglodytes	68,2	m 226 196—260	1	
Gorilla gorilla	66,1	257, 259 251—289 N	1	
Homo sapiens	214	274 ± 4		

PETTER-ROUSSEAUX (1962) kurz nach Geburt auf einen Ast und nimmt schon am 1. Tag Verteidigungsstellung ein.

Unter den *Prosimiae* gibt es sodann den evoluierten Nesthocker. Ziemlich sicher gehört zu diesem Typus *Lemur variegatus* (TI 24,5) der mit geschlossenen Augen und im ganzen n. PETTER-ROUSSEAUX (1962) in recht unentwickeltem Zustand geboren wird. Noch mit 15 PN ist das Integument des Jungen auf Rücken- und Schwanzoberseite fast nackt. Erst mit 5 Wochen wird erstes Klettern auf einem Ast versucht. — In der postnatalen Entwicklung von *Microcebus murinus* treten ähnliche Verlangsamungen auf, sodass mir seine Einordnung trotz eines TI von nur 10,5 hier richtig erscheint. Der Neugeborene ist n. PETTER-ROUSSEAUX (1962) nicht einmal imstande, sich am Fell der Mutter festzuhalten. Er kann sich kaum fortbewegen und ist nur dazu fähig, sich beim Trinken unter die Mutter zu schieben. Gehen und Fressen werden etwa nach 20 PN möglich, das sind mehr als zwei Wochen nach Augenöffnen.

Die übrigen *Prosimiae* sind Nestflüchter mit Nesthockermerkmalen, das heisst also mit offnenen Augen aber noch bewegungsunreif geborene Säuger. Es gehört nach den Angaben von SAUER (1968) zum Beispiel *Galago senegalensis bradfieldi* zu ihnen. Erst mit einer Woche gelingt das Klettern auf den Rücken der Mutter; nach zwei Wochen wird das Nest zögernd und unsicher für kurze Zeit verlassen. Der Maultransport durch die Mutter dauert jedoch relativ zur erreichten Bewegungsreife zu lange an. SAUER berichtet, dass das Junge von seiner Mutter immer wieder zum Nest zurückgetragen wird, auch wenn dieses in der 4. Wo bereits zu 40 cm weiten Sprüngen fähig ist und sich seine Nahrung gut zu beschaffen weiss. Es sträubt sich denn auch gegen den mütterlichen Zugriff und wird schliesslich mit 5/6 Wochen zum Entweichen flink genug. Wenn wir damit ausser der Neonaten-Situation auch das Verhalten der Mutter zur Charakterisierung der *Prosimiae*-Verhältnisse beiziehen, kompliziert sich das Bild. In einem Teil der Fälle bekommen wir im Vergleich mit den entsprechenden O-Typen der Nichtprimaten den Eindruck, es werde Brutpflegeverhalten von Vorfahren beibehalten; bei andern liegt eher die Vermutung nahe, es werde die Ausbildung von Verhaltensweisen angestrebt, die erst bei den *Simiae* allgemein vorkommen. Unter das Beibehalten dürften Nestbau und Maultransport, unter die Neubildung Bauchtragen fallen.

Der Übergang zum Bauchtragen könnte n. SPRANKEL (1965) in der Gattung *Galago* sich vollziehen. Hier ist zwar noch Mundtransport vorhanden, doch beginnt sich ein engerer Kontakt an die Mutter zu entwickeln, „indem das Junge durch Anklammern an den Bauch etwa eine günstige Schlafposition sucht.“ Zu den *Prosimiae* mit Bauchtransport gehören n. PETTER-ROUSSEAUX (1962) *Lemur macaco*, *L. fulvus* und *L. catta*. Ihre Neugeborenen sind sofort fähig, sich am Bauch der Mutter festzuhalten. Bauchtragen, aber im Vergleich zu den Verhältnissen bei den *Simiae* noch relativ geringer Kontakt zwischen Mutter und Kind

besteht n. WOOD-JONES (1926, zit. n. W. C. O. HILL, 1937) bei *Nycticebus malajanus.* Die Mutter reagiert kaum, wenn das Kind vom Bauch weggenommen wird oder wenn es selbst ihn verlässt. Auch *Loris tardigradus* reklamiert bei Wegnahme das Junge nicht zurück, obwohl dieses im übrigen sorgfältig gefüttert und gepflegt wird.

Die Vielfalt der Ontogenesetypen bei den *Prosimiae* ist nicht erstaunlich. Wir stellen sie auch in andern wurzelnahen Gruppen fest *(Rodentia, Insectivora, Fissipedia).*

b. Ontogenesetypus der Simiae

Alle mir bekannten *Simiae* werden mit offenen Augen und relativer Bewegungsunreife geboren. Es kommt hier nur noch der sekundäre Nesthocker vor. Die Pflege der Jungen hat sich vereinheitlicht. Nestbau ist nicht mehr zu beobachten, als Tragmodus ist Bauch- und Rückentransport vorhanden. Doch wird zunehmend ausser der Mutter auch die Familie und schliesslich die ganze Gruppe bei der Aufzucht der Kinder beschäftigt. Solcher Anteil scheint innerhalb der *Prosimiae* n. WENDT (zit. n. GRZIMEK, 1967) auf *Lemur catta* beschränkt.

Schon bei *Callithrix jacchus* besteht nach Angaben von FITZGERALD (1935) ein nicht allein Mutter und Kind umfassender, sondern ein die ganze Familie einbeziehender Sozialkontakt, indem sich nicht nur Vater und Mutter, sondern auch Geschwister um das Baby kümmern. Während der Vater oder ein jüngeres Männchen das Kind trägt und auch für seine Reinigung verantwortlich ist, obliegt der Mutter nach bestimmten Zeitintervallen das Säugen — .Der Springtamarin hat n. WENDT (i. GRZIMEK, 1967) ähnliche Beziehungen entwickelt. Nachdem das Junge die erste postnatale Phase ausschliesslich auf dem Rücken der Mutter verbracht hat, steigt es in der 3. Wo auf den Vater über. Die Mutter besorgt jetzt nur noch das Säugen. Im 4. Mo wird das Kind von der Mutter abgewehrt, wenn es bei ihr um Futter bettelt. Doch wird es noch während einiger Wochen vom Vater gepflegt und gefüttert. -- Auch bei *Cercopithecus callitrichus (= C. aethiopicus)* beteiligt sich n. SCHLOTT (1956) das Männchen an der Pflege des Nachwuchses. Bei *Presbytis* interessiert sich die ganze Gruppe für das Neugeborene. Nach JAY (1963) dürfen aber die unmittelbar nach Geburt um die Mutter versammelten andern Weibchen das Kind nicht einmal berühren. Erst einige Stunden später wird einem Weibchen erlaubt, den Säugling während einiger Minuten zu halten; subadulten Weibchen wird diese Gunst nicht gewährt. Droht geringste Gefahr, nimmt die Mutter das Kind wieder an sich. — Beteiligung der ganzen Gruppe an der Aufzucht der Jungen ist sodann bei den Pavianen von DE VORE et al. (1964) beobachtet worden. Das Neugeborene steht im Mittelpunkt des Interesses, seine Mutter wird von ranghohen Männern schützend umgeben, erwachsene und subadulte Weibchen lausen die Mutter oder versuchen, das Fell des Kleinen zu pflegen. Nach der ersten vorwiegend am Bauch und später auf dem

TABELLE 10

Evolution des O-Typus bei den Primaten

Übrige Eutheria: Nestbau und Brutpflege	Ontogenesetypus nach Zustand bei Geburt und Adultcerebralisation (Übrige Eutheria)	Primaten	Nestbau und Brutpflege	
	PRIMITIVER NESTHOCKER geschlossene Sinnesorgane, hoher Vermehrungsfaktor			
Mit Nestbau und Brutpflege	*Oryctolagus cuniculus*	*Tupaia*	kein ordentliches Nest Junge bald nach Geburt von der Mutter vergessen	SPRANKEL (1961)
		Microcebus murinus	Nestbau, Mundtransport	PETTER (1962)
	PRIMITIVE NESTFLÜCHTER offene Sinnesorgane, niedriger Vermehrungsfaktor, Bewegungsfähigkeit, Adult-TI um 10			
Kein Nestbau Brutpflege beschränkt sich aufs Säugen	*Lepus europaeus* *Acomys cahirinus*	*Lemur mustelinus*		
		L. m. ruficaudatus	Nestbau, Mundtransport	PETTER (1962)
		L. m. dorsalis	ohne Nest, Mundtransport	
		Cheirogaleus major	mit Nest, Mundtransport	PETTER (1962)
		Tarsius	ohne Nest, Mundtransport Bauchtransport	SPRANKEL (1965)
		Galago crassicaudatus	mit Nest, Mundtransport	SAUER (1968/69)
	EVOLUIERTE NESTFLÜCHTER offene Sinnesorgane, niedriger Vermehrungsfaktor Bewegungsreife	EVOLUIERTE NESTHOCKER Adult-TI höher 10 Bewegungsunreife		
	Equus caballus	*Galago senegalensis bradfieldi*	mit Nest, Mundtransport	SAUER (1968/69)
		Lepilemur variegatus	mit Nest, Mundtransport	PETTER (1962)
		Lemur macaco	Bauchtransport	

Rücken der Mutter verbrachten Zeit wächst das Junge in der Spielgruppe mit andern Kindern auf. Auch ihnen gegenüber sind alte Paviane noch recht aufmerksam.

c. Zur Frage des Übergangs vom primitiven Nesthocker von Ahnenformen zu den O-Typen der Primaten

Der Versuch einer Rekonstruktion dieses Übergangs ist relativ leicht, wenn wir nur die Evolution des O-Typus berücksichtigen, er wird recht schwierig, wenn auch die Weiterentwicklung der Brutpflege in eine Ableitung einbezogen wird.

Wir betrachten zuerst die Entstehung der Ontogenesetypen innerhalb der *Prosimiae*. Ausgehend vom Nesthocker der Vorfahren, modellartig zum Beispiel durch *Tupaia glis* repräsentiert, hat sich wie in andern Gruppen durch sukzessive Tragzeitverlängerung der Typus des primitiven Nestflüchters entwickelt, der bei Augenöffnen eine relativ fortgeschrittene Reife und vor allem die Möglichkeit zu koordinierten Bewegungen aufweist *(Tarsius spectrum, Galago crassicaudatus, Lepilemur mustelinus, Cheirogaleus major)*. Das besondere dieser *Prosimiae*-Nestflüchter, vielleicht mit Ausnahme von *Lepilemur mustelinus*, besteht gegenüber den *Insectivora* und *Rodentia* vor allem darin, dass Augenöffnen und Geburt nahe beisammen liegen: *Cheirogaleus major* öffnet die Lider erst wenige Stunden nach Geburt, *Galago senegalensis* unmittelbar vorher.

Erfolgt bei derartig organisierten Prosimiern eine Steigerung des TI und wird bei gleichzeitig stattfindender multiplikativer Tragzeitverlängerung die Zuordnung von Augenöffnen und Gestaltzustand beibehalten, so tritt die in Teil 2 ausführlich durch Beispiele belegte Verlangsamung der Bewegungsreifung und die Weiterentwicklung zum Typus des Nestflüchters mit Nesthockermerkmalen auf. Es scheint mir dabei nicht erstaunlich, dass von Angehörigen der gleichen Gattung auch innerhalb der *Prosimiae* der eine noch rasche, der andere bereits verlangsamte Entwicklung der Motorik aufweist. Ich erinnere an den Reifungsrückstand von *Felis lynx* mit TI 28,9 gegenüber *F. silvestris* mit TI 22,9, der bezüglich des Auftretens koordinierter Bewegungen n. LINDEMANN (1955) 8/10 Tage ausmacht. Ähnliche Verhältnisse zeigen sich bei den Galagos: *Galago senegalensis bradfieldi* gelingt erst nach einer Woche das Klettern auf den Rücken der Mutter, *G. crassicaudatus* hingegen ist unmittelbar nach Geburt zu lokomotorischen Leistungen fähig.

Lemur variegatus (TI 24,5) mit bei Geburt geschlossenen Augen und starker Bewegungsretardierung ist dem bei *Fissipedia* häufigen Typus des evoluierten Nesthockers zu vergleichen, und es kann die Evolution ohne Zwischenschaltung einer Nestflüchterstufe direkt aus einer primitiven Nesthocker-Form erfolgt sein.

Die geschilderten Verhältnisse scheinen folgende Möglichkeiten zur Evolution des Brutpflegeverhaltens sehen zu lassen:

1. zwischen der Brutpflege der primitiven Nesthocker von Primaten-Ahnen und jener der *Prosimiae*-Nestflüchter mit Nesthockermerkmalen bestehe ein Hiatus, weil ja zwischen den beiden O-Typen jener des primitiven Nestflüchters mit bei Geburt vorhandener Bewegungsmöglichkeit steht. Dieser könnte so wenig auf mütterliche Hilfe angewiesen sein wie zum Beispiel *Lepus europaeus* oder *Acomys cahirinus*.

In diese Richtung gehen die Deutungen von SPRANKEL (1961), der vor allem darauf hinweist, dass bei *Tupaia glis*, die ja noch den primitiven Nesthocker-Typus repräsentiert, schon ein Abbau der Brutpflegeinstinkte festzustellen ist, der sich darin äussert, dass nur noch ein unordentliches Nest gebaut wird. *Tarsius*, der vom Zustand des Neonaten her gesehen, den Typus des primitiven Nestflüchters realisiert, hat keinen Nestbau. Auch *Lemur mustelinus dorsalis* vom Typus des primitiven Nestflüchters baut kein Nest. *Tarsius* zeigt n. SPRANKEL (1965), *Lepilemur* n. PETTER-ROUSSEAUX (1962) bereits Bauchtragen, sie nehmen damit den Modus des bei *Simiae* üblichen Brutpflegeverhaltens gleichsam vorweg.

2. Bei Fällen, wo der primitive Nesthocker ohne die Zwischenschaltung einer Nestflüchterstufe direkt zu einem höher cerebralisierten Nesthocker evoluiert, wie das vielleicht bei *Lemur variegatus* und eventuell bei *Microcebus murinus* der Fall ist, muss eine Intensivierung der Brutpflege erwartet werden. *Lemur variegatus* baut ein Nest mit Hilfe von an Hüften und Schenkeln ausgerissenen Haaren. Auch *Microcebus murinus* weist n. SPRANKEL (1965) Nestbau auf. In beiden Fällen ist Mundtransport vorhanden, der n. E. G. und E. M. SAUER (1967) als stammesgeschichtlich alter Tragmodus interpretiert wird, der von Ahnenformen übernommen worden ist.

FISSIPEDIA

SANDERSON (1956) bezeichnet die *Fissipedia* als moderne Säugergruppe. Sie ist erst seit 40 Millionen Jahren fossil belegt und wird mit den *Ungulata* zu den *Ferungulata* zusammengefasst. Was ihren O-Typus betrifft, haben wir bereits im 2./3. Teil die Besonderheit der Evolutionsprozesse hervorgehoben, die darin besteht, dass hier ein primitiv erscheinender Geburtszustand mit recht fortgeschrittener Adult-Cerebralisierung kombiniert ist.

1. *Gestaltmerkmale der Neonaten*

Ausführlichere Gestaltanalysen betreffen *Felis domestica* und *Canis familiaris* (DREWS, 1934; SCHAEFFER, 1932; SCHLIEMANN, 1966), *Ursus arctos* (STARCK, 1956) und *Thalarctos maritimus* (PETRI, 1935) Von *Nasua rufa* und *Meles meles* vermittelt TOLDT (1914) durch Röntgenogramme Einblick in Vorgeburtsstadien. HEIDT et al. (1968) berichten über *Mustela nivalis*; über ein Fetalstadium von

Mustela liegt bei FAWCETT (1917) die Abbildung einer Rekonstruktion des Chondrocraniums vor. Eine eigene Untersuchung betrifft *Felis domestica*, *Ursus arctos*, *U. arctos ferox*, den Kamtschakabär und *Mustela erminea* von 10 PN.

Die dürftigste Geburtsorganisation dürfte in der Gruppe der *Mustelidae* realisiert werden. *Mustela nivalis* wird mit völlig nacktem und auch unpigmentiertem Integument geboren und misst 44 mm SST. Die Abbildung eines Aufhellungspräparates lässt folgende Ossifikationen erkennen: primäre Knochenkerne in allen Phalangen, in den Metacarpalia und -tarsalia. Carpalia und Tarsalia scheinen noch vollständig knorpelig vorzuliegen. Es finden sich damit Gestaltmerkmale, die von *Mus musculus* bei Geburt schon leicht überschritten werden, indem hier bereits ein Tarsus-Element in die Ossifikation einbezogen wird.

Übereinstimmende Verknöcherungsmerkmale mit *Mus musculus* weist *Ursus arctos* bei Geburt auf: diaphysische Ossifikation aller Phalangenglieder, der Metacarpalia und -tarsalia. Das Integument von *Ursus arctos* ist n RIESE (1942) noch unbehaart. Der von ihm beschriebene Braunbär hatte bei Geburt eine Länge von 16.5 cm und ein Gewicht von 295 g. Der mir von Herrn Prof. STARCK freundlicherweise zur Verfügung gestellte Neonatus von *U. arctos* misst 19 cm und besitzt bereits ein dürftiges Fell. Der von TOLDT (1907) beschriebene neugeborene Braunbär misst sogar 23 cm. Die mikroskopische Untersuchung von *U. arctos ferox* ergibt, dass im Kopf die Organisation Eu-NH leicht überschritten ist. Der mit dem Malleus kontinuierlich verbundene Meckelsche Knorpel reicht noch bis zur hinteren Augenregion; von den Ersatzknochen weisen die Ala temporalis, das Basisphenoid und das Supraoccipitale neben Verknöcherungszonen beträchtliche Knorpelanteile auf: Malleus, Incus und Stapes zeigen keinen Ossifikationsbeginn. Dem Lidverschluss und dem Meatus acusticus fehlen jegliche Anzeichen bevorstehender Öffnung. (*Felis domestica* erreicht dieselbe Gestaltstufe mit etwa 80 mm SST). *U. arctos* und der Kamtschakabär sind etwas weiter entwickelt. Der Malleus zeigt leichten Ossifikationsbeginn beim Kamtschakabär, etwas stärkere Verknöcherung bei *U. arctos*, steht aber noch in Kontinuität mit dem Meckelschen Knorpel; die relativ starke Ossifikation im Gebiet des Goniale bei *U. arctos* lässt auf eine zeitlich nicht mehr sehr entfernte Ablösung schliessen.

Eben vollzogene Malleusablösung ist bei *Felis domestica* festzustellen. Die Extremitäten von *Felis* und *Canis familiaris* zeigen übereinstimmend (n. SCHAEFFER, 1932 und den in CURGY, 1965, zusammengefassten Angaben) diaphysisch ossifizierte Phalangenglieder, Metacarpalia und -tarsalia. Die Carpuselemente liegen noch als knorpelige Skeletteile vor; im Tarsus sind Calcaneus und Talus in Verknöcherung begriffen.

Die neugeborene *Nasua rufa* misst n. de BEAUX (1923) 111 mm. TOLDT (1914) gibt von einem 102 mm langen Feten ein Roentgenogramm. Das praenatale und noch geschlossene Lider aufweisende 102 mm-Stadium zeigt primäre Knochen-

TABELLE 11

Fissipedia: Fortpflanzungs- und Cerebralisationsdaten

	TI n. MANGOLD (1966)	Tragzeit n. ASDELL (1964)	Wurfgrösse n. ASDELL (1964)		Augenöffnen
familiaris		63	1—8	m 4,1	12 PN STARCK (1956), 14 PN MENZEL i., SCHNEEBELI (1958)
us	25,7	60—63	1—13 1—7	 m 4	
rans	27,5	60—65		m 5,7	
s vulpes	26,7	51—53	3—7		12/14 HALTENORTH (1968)
cus zerda	26,2	50	2		
americanus	33,5	durch verzögerte Implantation ver-	1—4 gewöhnlich 2		3/4 Wo SCHLOTT (1950)
ctos	38,9	längert, sodass die effektive Entwick-	1—4	m 2,3 gewöhnlich 3	26/29 PN STARCK (1956)
ferox	33,9	lungsdauer der meisten *Ursidae* unbekannt ist	1—4 gewöhnlich 2		3/4 Wo STARCK (1956)
rctos maritimus	44,6	151/179 incl. Schalttragzeit	gewöhnlich 2		um 41 PN STEINEMANN (1966)
ctos malayanus	42,7	96/97 Tg, 2 Fälle n. DATHE (1963) = effektive Tr. z.			
riscus astutus			gewöhnlich 3 oder 4		31/34 RICHARDSON (1942)
on lotor	22,4	63	1—6	m 3,5 ± 2	
a rufa AUX (1923)	22,9		3—6		bei oder vor Geburt
rica		77 70 KAUFMANN	gewöhnlich 2 3—5 KAUFMANN		4 PN KAUFMANN (1962)
flavus	24,5		1—2		ab 18 PN, POGLAYEN (1962)
ela putorius (*p. eversmanni*)	13,2	 (40/42)	5—9—12 (10—16)		29/36 GOETHE (1940), (30) VOLCANEZKIJ (1934)
minea	12,9	8—9 Wo, Schalttragzeit abgerechnet	gewöhnlich 4—6 bis 10		40 PSENNER (1940)
valis		7 Wo	3—8, gewöhnlich 4—6		28 HEIDT (1968)
es zibellina IDT (1934)			1—4, durchschnittlich 3		33/36
artes	22,4		1—4		
meles	22,4	6 Mo, Schalttragzeit abgerechnet ZUCKERMAN (1952)	1—4	m 2,2 ± 1	28/35 NOTINI (1948) >31<48 ZY 8
itis mephitis		62	4—7		28 KLÖS (1958)
gra, 1 Wurf MAN (1937)			6		ab 21
gale interrupta, acilis			4—5		32 CRABB (1944)
torius		mindestens 120 Tg.	4,4, bis 7		

TABELLE 11 *(Fortsetzung)*

	TI n. MANGOLD (1966)	Tragzeit n. ASDELL (1964)	Wurfgrösse n. ASDELL (1964)	Augenöffnen
Lutra canadensis		120 Tg. effektive Entwicklungsdauer HAMILTON, 1964	1—4 gewöhnlich 4	35 LIERS (1951) 22/33 ZY 7
L. lutra	22,9	61 oder wenig mehr	2—3	
Crocotta crocuta	27,3	90 ZUCKERMAN (1952), 99 GRIMPE (1917)	1, selten 2	vor Geburt GRIMPE (1917)
Hyaena striata	22,9	90/91 PINKERT i., GRIMPE (1917)	3—5, meist 4	
Hyaena brunnea		92/98	2—4	8 ZY 6
Felis lynx	28,9	9/10 Wo	2—3 3—4 (SCHAUENBERG, 1969)	16/17 LINDEMANN (1955)
F. domestica	19,5	63 Tg.	4	14 TILNEY et al. (1931)
F. silvestris	22,9	68 m 66 CONDÉ et al., 1969	5 5—8 CONDÉ (1969)	9/11 LINDEMANN (1955)
Panthera tigris	28,2	98—105 ZUCKERMAN, 1952	2—5 m 2,3	12
P. leo	27,1	108 ZUCKERMAN, 1952	2—3, bis 6	
P. onca	28,0	um 100 Tg.	gewöhnlich 1	4 PN ZY 7

ZY: International Zoolog. Yearbook.

zentren in allen Phalangengliedern und in den Metatarsalia 1—5; die Tarsalia scheinen noch knorpelig. Bei Geburt besteht n. de BEAUX (1923) ausgiebige Behaarung, die Augen sind geöffnet, die Zähne noch nicht durchgebrochen.

Auch für die meisten übrigen in der Literatur beschriebenen Neonaten wird feine oder stärkere Behaarung angegeben: für *Martes martes* und *M. zibellina* (SCHMIDT, 1934), *Bassariscus astutus* (RICHARDSON, 1942), *Lutra canadensis* (HAMILTON et al., 1964), *Lycaon pictus* (de BEAUX, 1923), *Mephitis nigra* (STEGEMAN, 1937), *Potos flavus* (POGLAYEN-NEUWALL, 1962), *Spilogale interrupta* (CRABB, 1944). *Fissipedia*-Neonaten mit bei Geburt fast nacktem Integument sind *Putorius eversmanni* (VOLCANEZKIJ, 1934), *Mustela vison* (SVILA, 1934); *M. nivalis* ist bei Geburt völlig nackt (HEIDT et al., 1968). Es zeigt sich damit, dass die *Mustelidae* auch bezüglich ihres Integumentes weniger differenziert zur Welt kommen als die übrigen *Fissipedia*. Primitive Verhältnisse werden auch hinsichtlich der Wurfgrösse realisiert. Tabelle 11 führt in *M. putorius* mit bis 12, in *M. erminea* mit bis 10 und in *M. nivalis* mit bis 8 Jungen pro Wurf Vertreter an, die recht ursprüngliche Züge beibehalten haben.

2. *Der Schritt zum Nestflüchter*

In *Crocotta crocuta* und *Hyaena striata* einerseits, in *Nasua rufa* und *N. narica* anderseits liegt je ein Paar nahverwandter Formen vor, von denen die erste als Nestflüchter, die zweite als Nesthocker zur Welt kommt. Im Falle der Hyänen haben wir n. GRIMPE (1917) genügend Angaben um sagen zu können, dass der Unterschied zwischen *Crocotta* und *Hyaena* lediglich darin besteht, dass der Nesthocker etwas zu früh zur Welt kommt. Die Entwicklungsdauer bis Augen-

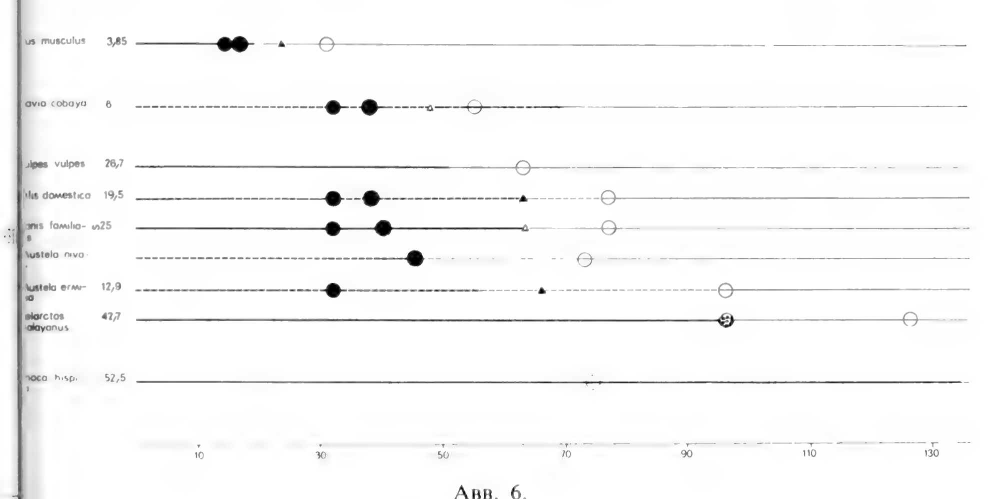


ABB. 6.

Carnivora-Zeitpläne

Die Zeitpläne der *Carnivora* können jenem von *Cavia cobaya* mit multiplikativ verlängerter Tragzeit verglichen werden. Es sind Dehnungsformen vor allem innerhalb der *Mustelidae* festzustellen.

öffnen ist mit 99 Tagen übereinstimmend; der ungefähr 8 Tage „zu früh" erfolgenden Geburt entsprechend ist *Hyaena* noch unbeholfen, während *Crocotta* sofort selbständig herumgeht; *Hyaena* ist kleiner als der Nestflüchter, und während im Falle des Nesthockers die Wurfgrösse 3—5 beträgt, ist die Jungenzahl beim Nestflüchter auf zwei reduziert. Die *Fissipedia*-Nesthocker stehen dem Nestflüchterstatus vor allem dadurch nahe, dass sie ihre Zeitpläne in einer Weise abgewandelt haben, wie das sonst bei der Evolution des primitiven zum evoluierten Nestflüchter geschieht. Wir sehen das in Abbildung 6 deutlich. Die einzelnen Entwicklungsphasen der *Fissipedia* sind ähnlich jenen von *Cavia* (mit dem Zeitplan eines evoluierten Nestflüchters) *Mus musculus* gegenüber multiplikativ verlängert und erreichen in Ausnützung dieser ausgedehnten Entwicklungsphasen hohe Cerebralisationswerte. Es wären zum Teil recht geringe Tragzeitverlängerungen notwendig, damit diese Formen zu evoluierten Nestflüchtern gezählt werden könnten: um nur 4/5 Tage bei *Nasua narica* und *Panthera onca* und um nur 8 Tage bei *Hyaena brunnea*.

Von *Nasua rufa* wissen wir n. TOLDT (1914), dass Gestaltstufe MAB bei Geburt nicht überschritten wird. Der Schritt zum Nestflüchter erfolgt also von derselben frühen Organisation aus wie bei *Castor canadensis* und bei *Lepus europaeus*. Das bedeutet rasche relative Hirnentwicklungs-Geschwindigkeit. Zum Geschwindigkeitsverhältnis von Gestalt- und Hirndifferenzierung lassen sich Angaben auch für *Canis familiaris* und *Felis domestica* machen: hier geschieht das Augenöffnen ebenfalls bei noch relativ unverknöchertem Gliedmassenskelett (vergleiche Tab. 10, Teil 3).

3. *Vorkommen von Dehnungsformen*

Zu den Dehnungsformen gehören vor allem Vertreter der *Mustelidae*, die im Vergleich zu ihrem relativ niedrigen TI von 12,9 bei *Mustela erminea* und 13,2 bei *M. putorius* bis zum Augenöffnen recht lange Gesamtzeiten von 103 und etwa 70 Tagen benötigen. Auch *Felis domestica* rechne ich zu den Dehnungsformen. Von den übrigen *Fissipedia* werden zum Teil rasche Entwicklungsgeschwindigkeiten realisiert: *Helarctos malayanus* braucht mit einem Adult-TI von 42,7 bis Augenöffnen nur rund 120 130 Tage (*Macaca mulatta* mit TI 52,5 135 140 Tage).

4. *Zusammenfassung*

Die *Fissipedia* begegnen uns als Gruppe, in welcher primitive Ontogenesetypen nur vereinzelt und nur bei Vertretern vorkommen, welche den Dehnungsstatus erreicht haben (*Mustelidae*). Eine Evolution zum Nestflüchter mit bei Geburt offenen Augen hat in ganz wenigen Fällen stattgefunden. Die *Fissipedia* weisen aber die für evoluierte Nestflüchter charakteristischen Tragzeitverlängerungen auf.

PINNIPEDIA

Die Meinungen über den Ursprung der Gruppe gehen recht weit auseinander, da die fossile Dokumentation dürftig ist. Nach SANDERSON (1956) können die *Otariidae* und *Phocidae* auf gemeinsame marderartige Vorfahren zurückgeführt werden. Diphyletische Ableitungsversuche nehmen einen Ursprung der *Otariidae* aus den *Ursidae*, der *Phocidae* aus den *Mustelidae* an. SIMPSON (zit. n. VIRET, 1955) glaubt, dass die *Pinnipedia* gemeinsam mit den *Ursidae* und *Lutrinae* ihren Anfang in einer archaischen Gruppe der *Canidae* nehmen konnten. Erinnerungen an landbewohnende Vorfahren bestehen trotz der starken Anpassung der *Pinnipedia* ans Wasserleben noch darin, dass die Fortpflanzungsperiode an Land verbracht wird.

Ich fand zur Ontogenese der *Pinnipedia* die wenigen folgenden Angaben. Der Lidverschluss geschieht n. BROMAN (1919) bei Feten, die jenen der *Fissipedia* in Grösse und übriger Organisation vergleichbar sind: Stadium VF von *Lobodon*

Tabelle 12

Pinnipedia

	TI	Schalttragzeit	Effektive Entwicklungszeit	Gesamte intrauterine Entwicklungszeit	Autoren
ocephalus pusillus				12 Mo	RAND (1954) i.A.
ustralis				um 11 Mo	CABRERA (1940) i.A.
orhinus ursinus		3½/4½ Mo			PEARSON (1951)
benus rosmarus	53,2	keine?	250/255 ET	250/255 ET	KENNETH (1943) i.A., SCHEFFER (1958) i.A.
:a hispida	52,2	3½ Mo	4½ Mo	8 Mo	MCLAREN (1958) i.A., SELPTSOV (1943) i.A.
vitulina	50,1	2—3 Mo	185/216 155/186	245/276	ZUCKERMAN (1952), HARRISON (1963)
fasciata				9 Mo	SELPTSOV (1943) i.A.
nathus barbatus	44,7	2½ Mo	6½ Mo	9 Mo	SELPTSOV (1943) i.A.
odon carcinophagus				9 Mo	BERTRAM (1940) i.A.
'rurgia leptonyx				8 Mo	HARRISON (1938) i.A.
'onychotes weddelii				um 10 Mo	HARRISON (1952) i.A., BERTRAM (1940) i.A., LINDSEY (1937)
achus monachus				11 Mo	TROITHKY (1953) i.A.
oungia leonina		4 Mo	8 Mo	12 Mo	LAWS (1956) i.A.

Nach HARRISON (1963) kommt verzögerte Implantation höchst wahrscheinlich bei allen *Pinnipedia* ;er vielleicht bei *Odobenus* vor.

misst > 29 < 58 mm, *Phoca groenlandica* > 30 ≦ 42 mm, *Leptonychotes weddellii* ≧ 27 mm (Stadium VF von *Canis familiaris* ≦ 39 mm, *Felis domestica* um 40 mm, *Ursus americanus* > 35 < 48 mm). Wie bei *Felis domestica* und *Canis familiaris* besteht in VF und später n. BROMAN (1919) bei *Lobodon* von 58 mm eine epitheliale Lippenverwachsung; sie ist auch bei einem Feten von 82 mm noch vorhanden und hat die beachtliche Ausdehnung von 3 mm.

Mit Hilfe verschiedener Arbeiten kann als einzige Ontogenese jene von *Phoca vitulina* in den wichtigsten Zügen geschildert werden. Ein Stadium von 51 mm ist bei TOLDT (1914) abgebildet: der Lidverschluss ist vorhanden. Seine Lösung erfolgt nach einer Abbildung in MOHR (1965) bei einem Feten mit einer Länge zwischen 400 und 480 mm; zu dieser Zeit ist der Körper schon stark behaart. *Phoca hispida* hat beim Erreichen dieser Länge Stadium Eu-NH beträchtlich überschritten, sind doch bereits bei einem Feten von 120 mm n. MOHR in Vorder- und Hintergliedmassen vollständig ossifizierte Phalangen vorhanden. MOHR gibt für *Phoca vitulina* an, dass die Längenzunahme ab Stadien von 20 cm pro Monat etwa 8 cm betrage. Vom Neonatus mit einer Länge von 80 cm zurückgerechnet, finden wir mit dieser Angabe den Zeitpunkt des intrauterinen Augenöffnens etwa 4 Mo vor Geburt sich ereignend. *Phoca vitulina* kommt also als Nestflüchter zur Welt. Unmittelbar nach Geburt wird das Wasser aufgesucht. Nach FRECHKOP

(1955) weisen auch die übrigen *Pinnipedia* physiologisch und gestaltlich Nestflüchtermerkmale auf. Das Jugendfell wird zum Teil intrauterin abgestossen, sodass die Neonaten bereits das Adultintegument besitzen. Ähnliches ist hinsichtlich der Bezahnung festzustellen: im ersten Drittel der Uteruszeit liegt das Milchgebiss voll entwickelt vor, es erfolgt dann seine Resorption, bei Geburt sind die definitiven Zähne im Durchbruch. *Leptonychotes weddellii* kann n. LUGG (1966) mit 4 Wochen schwimmen; LINDSEY (1937) beobachtete schwimmende Jungen, die nur 8, 9 und 10 PN alt waren.

Ich habe den Zeitplan von *Phoca vitulina* trotz seiner Unvollständigkeit mit dem der *Fissipedia* in die Abbildung 6 einbezogen. Er hat Ähnlichkeit mit jenem eines Nestflüchters mit intrauterinem Augenöffnen, wie er bei den *Rodentia*, den *Ungulata*, *Proboscidea*, *Cetacea* und einem Teil der *Primates*, nicht aber bei den *Fissipedia* vorkommt, wo bei *Nasua rufa* und wahrscheinlich auch bei *Crocotta crocuta* das Lidöffnen erst kurz vor Geburt stattfindet.

Bei den *Pinnipedia* überschreiten die TI n. MANGOLD-WIRZ (1966) jene der *Ursidae* und erreichen bei *Phoca hispida* und *Odobenus rosmarus* jene der *Simiae* (Tab. 12). Die effektive Entwicklungsdauer von 4½ Mo bis Geburt ist relativ zu dieser Cerebralisationsstufe als sehr kurz zu bezeichnen.

Die *Pinnipedia* ähnlicher Zeitverhältnisse (mit *Phoca hispida Ph. vitulina*, *Erignathus barbatus*, *Miroungia leonina*) haben mit den *Fissipedia* somit gemeinsam rasche Entwicklungsgeschwindigkeiten und Aktualisierung hoher Cerebralisationspotenzen. Sie haben aber eine ausgedehntere Tragzeitverlängerung durchgemacht, sodass Augenöffnen nicht erst bei oder sogar nach, sondern beträchtliche Zeit vor Geburt stattfindet. Aufgrund des ontogenetischen Zeitplanes von *Phoca vitulina* darf wohl geschlossen werden, dass *Pinnipedia* ähnlicher Organisation bereits früh in der Stammesgeschichte den Nestflüchterstatus erreicht hatten und dass die Sonderung der *Carnivora* in *Fissipedia* einerseits und *Pinnipedia* anderseits nicht zuletzt darin bestanden hat, dass die *Fissipedia* den Nesthockerstatus beibehielten, der vielleicht für eine Anpassung ans Wasserleben weniger Chancen bot.

CETACEA

Diese Gruppe beansprucht seit dem Zeitpunkt immer wachsenderes Interesse, da ihre hohe Cerebralisierung festgestellt wurde, überschreiten die TI innerhalb der *Odontoceti* die Werte der *Simiae* doch bei weitem und haben mit dem bei *Physeter catodon* realisierten TI (192—206) den Index von *Homo sapiens* fast erreicht. MANGOLD-WIRZ (1966) hat die bei der TI-Bestimmung auftretenden mit der enormen Körpergrösse zusammenhängenden methodischen Schwierigkeiten eingehend diskutiert. Das Aufdecken stammesgeschichtlicher Zusammenhänge ist für den Paläontologen erschwert, weil geeignete Fossilfunde vor allem zur

Klärung des Ursprungs, aber auch zur Prüfung des gegenseitigen Verhältnisses von *Odontoceti* und *Mysticeti* fehlen. Dem Morphologen erwachsen Schwierigkeiten besonders aus dem Umstand, dass die Wale durch Spezialisierungen ans Wasserleben sich auszeichnen. Zur Aufstellung zuverlässiger Zeitpläne fehlt datiertes Material.

Die Entwicklung von *Phocoena* kann mit Hilfe verschiedener Literaturangaben folgenderweise in ihrem Ablauf dargestellt werden. Bei einem 17 mm langen von GULDBERG (1899) abgebildeten Embryo sind die ersten Andeutungen von Fingerstrahlen zu beobachten. Das Mesencephalon tritt als blasenartige Vorstülpung noch nach aussen in Erscheinung, die Augen sind weit offen. Auch *Delphinus acutus* von 26 mm Länge, vom selben Autor beschrieben, hat noch offene Augen. Die Vorderextremitäten sind nur wenig weiter entwickelt als beim 17 mm-Stadium. Die von KÜKENTHAL (1889) dokumentierten Embryonen von *Phocoena communis* zeigen mit 25 mm direkter Körperlänge noch offene Augen. Erst ein Stadium von 71 mm hat nahezu verwachsene Augenlider. Andere *Cetacea* zeigen den Lidverschluss auf ähnlich langen Stadien: *Delphinus* bei $\leqq$ 56, *Monodon monoceros* bei $\leqq$ 64 mm. *Phocoena communis* von 47 mm hat dabei n. KÜKENTHAL (1889) vollständig knorpelige Handelemente, ein Embryo von 48 mm Rückenlänge n. BURLET (1913) Kopfmerkmale, die VF nahestehen. Nach einer Abbildung ist bei den desmalen Elementen bereits das Tympanicum vertreten, welches bei andern *Eutheria* als eines der letzten im VF-Deckknocheninventar auftritt. Schon ein nur 127 mm messendes *Phocoena*-Stadium hat n. BROMAN (i. PÜTTER, 1901) wieder offene Augen. Bei einem leicht jüngeren Feten von 92 mm sind n. BURLET (1913) mit Ossifikation in Supra-, Ex- und Basioccipitale Merkmale von Eu-NH vorhanden.

Monodon monoceros hat n. KÜKENTHAL (1889) vor oder bei 64 mm Länge verwachsene Lider. Ein Fetus von 137 mm zeigt noch geschlossene Augen und realisiert n. EALES (1950) ausgesprochen Merkmale von Eu-NH: es liegen Ossifikationen vor im Ali- und Orbitosphenoid, in Supra-, Ex und Basioccipitale. Auf einem nur wenig längeren Stadium von 150 mm Länge sind die Augen offen, in der Verknöcherung bestehen gegenüber vorher lediglich quantitative Unterschiede. Zum Lidverschluss von *Balaenoptera rostrata* fand ich keine Angabe. Das jüngste durch Literaturangaben dokumentierte Stadium misst 105 mm und hat VF in seinen Kopfmerkmalen leicht überschritten, indem im Supraoccipitale die Ersatzossifikation begonnen hat. Nach KÜKENTHAL (1889) hat ein Fetus von 370 mm offene Augen. BROMAN (i. PÜTTER, 1901) gibt schon für ein 201 mm-Stadium an, der Oberlidrand greife etwas über das Unterlid. Wahrscheinlich darf daraus geschlossen werden, dass die Lidverwachsung gelöst ist. Über die Skelettmerkmale des Kopfes bestehen für derartige Feten keine Angaben. Für bedeutend ältere gibt KÜKENTHAL (1889) zum Gliedmassenzustand von *B. musculus* von 818 mm an, der Carpus sei noch knorpelig und nicht alle Phalangen ossifiziert.

Bei *B. musculus* von 1190 mm ist die Verknöcherung der Phalangen vollständig. *B. borealis* von 1194 mm zeigt n. RIDEWOOD (1923) einen total ossifizierten Malleus und Stapes, während im Incus ein Teil des Crus longum noch knorpelig vorliegt. Seine Nasenkapsel ist unverknöchert.

Balaenoptera physalus mit Lidverschluss bei 90 mm Gesamtlänge (Abb.8) wurde in einer vergleichenden Studie zur Augenentwicklung von PILLERI et al. (1962) beschrieben. Ich habe diesen selben Feten untersucht (MÜLLER, 1971). Das Deckknocheninventar ist fast vollständig, es fehlen noch Nasale und Goniale. Während im Pterygoid Sekundärknorpel vorhanden ist, fehlt er dem Dentale noch. Im primären Kiefergelenk ist keine Gelenkspalte ausgebildet. Der auffällig mächtige Meckelsche Knorpel reicht bis zum Rostrum. Die für VF in Teil 1 besprochene charakteristische Hochstellung der Epiglottis ist realisiert. Die Verwachsung im Larynx ist auf die Region zwischen den Aryknorpel-Anlagen reduziert. Weder im Chondrocranium noch in den Vordergliedmassen sind indessen Anzeichen unmittelbar bevorstehender Ossifikation wahrzunehmen. Es zeigt sich darin ein Rückstand gegenüber den in Teil 1 beschriebenen Lidverschluss-Stadien anderer Gruppen. Hinsichtlich der Hirnentwicklung sind der für Stadium VF charakteristische Retinaaufbau und die typische Lage der Hirnabschnitte zueinander festzustellen: Die Hemisphären decken von seitlich das Diencephalon, das Tectum mesencephali liegt frei, die Kleinhirnplatte ist angelegt. Das Lidverschluss-Stadium von *Balaenoptera physalus* steht in seinen Merkmalen den VF-Stadien anderer systematischer Gruppen recht nahe. Tabelle 13 belegt die längenmässige Übereinstimmung mit andern Walfeten der selben Entwicklungsstufe: mit *Monodon monoceros* und *Megaptera novaeangliae*. Es fällt ausserdem die Ähnlichkeit mit der Ausdehnung der *Proboscidea* und *Artiodactyla* bei Lidverschluss auf (Tab. 16, s. auch Tab. 8 Teil 1). Sie könnte dafür sprechen, dass ein Ursprung aus den *Creodonta* denkbar ist. HOFER (1960) lässt die Frage offen und erwähnt, dass eine Ableitung entweder aus *Proto-Insectivora* oder aus *Creodonta* anzunehmen sei.

Tabelle 13 führt eine Vervollständigung für weitere Vertreter sowie ältere Gestaltstufen in Übersicht vor. Es scheint mir besonders bemerkenswert, dass bei relativ geringer Länge Organisation Eu-NH erreicht wird und dass gleichzeitig oder nur kurz hernach die Lidöffnung stattfindet. Es ist dieses ausserordentlich frühe Augenöffnen für keine weitere Gruppe als für die *Proboscidea* bekannt.

Die in Tabelle 14 aufgeführten Tragzeiten sind im Vergleich zu den adult vorhandenen TI als ausserordentlich kurze Entwicklungsdauern zu bezeichnen. Zur Organisation der als Nestflüchter zur Welt kommenden Neugeborenen habe ich ausser wenigen Längenangaben keine weiteren Daten gefunden. Es steht in ASDELL (1964, n. KHVATOV, 1938) der interessante Hinweis, dass das Junge während einiger Tage nach der Geburt durch die Nabelschnur mit der Mutter verbunden bleibt.

TABELLE 13

Cetacea: Ontogenese-Stadien

	Stadium VF in mm	Stadium Eu-NH in mm	Augenöffnungs-stadium in mm	Geburtslänge und -gewicht
roodon rostratus			158	
odon monoceros	≦64, K, 1889	137, EALES, 1950	150, EALES, 1950	
hinus delphis	≦56, K, 1889			
ocephalus melas	≦85 SERGEANT, 1962	>133 SCHREIBER, 1915		1700 mm SERGEANT, 1962
oena communis	Lidverschluss: um 71, K 1889 VF-Merkmale: 48, BURLET, 1913	92, BURLET, 1913	127, BROMAN i. PÜTTER, 1910	
enoptera		*B. rostrata* >105, BURLET, 1915	≦370, K, 1889 um 201, BROMAN i. PÜTTER, 1910	
ysalus	>90, PILLERI, 1962			
usculus				6—7 m, etwa 2000 kg
aptera *eangliae*	∼58, K, 1914	>152 ∼406 RIDEWOOD, 1923	etwas nach 210, K, 1914	

K: KÜKENTHAL

TABELLE 14

Cetacea

	TI n. MANGOLD M. und andern Autoren n. MANGOLD	Tragzeit n. ASDELL (1964) A n. GRASSÉ (1955) G	Wurfgrösse	Laktationsdauer
nista gangetica		8—9 Mo A	1	
roodon ampullatus		um 12 Mo A	1	
eter catodon	192—206 187 M	um 16 Mo A 1 Jahr G	1 selten 2	
a breviceps		9 Mo A, G	1	
hinus delphis	124—195	276 A 330 G	1	
ops truncatus		12 Mo A	1	18 Mo
rsio	133—155	330 G		
iocephala melaena	69—107	13—16 Mo A	1	
aena phocaena	110—151 129 M	10—11 Mo A 183 G	1	8 Mo
hianectes gibbosus		um 1 Jahr	1	5 Mo
enoptera acutirostrata		10 Mo	1	
realis		<11 Mo A <12 Mo A 1 Jahr G	1% der Fälle Zwillinge	5 Mo
ysalus	46—53	um 1 Jahr A 305—365 A 1 Jahr 10 Tg. A	1 0,09% der Fälle Zwillinge	6 Mo
usculus		fast 1 Jahr	1 selten Zwillinge	7 Mo
aptera novaeangliae	43—56	fast 1 Jahr	0,4% Zwillinge	5 Mo
laena glacialis		um 1 Jahr	1	
ena mysticetus		9—10 Mo A		12 Mo
acialis		276—365		

Hyracoidea

Die mit *Sirenia* und *Proboscidea* zu den *Paenungulata* zusammengefasste Gruppe weist vergleichend morphologisch recht altertümliche Züge auf. Die wenigen Arbeiten beschränken sich fast ausschliesslich auf die Gattung *Procavia*.

Das Lidverschluss-Stadium hat nach den Habitusdarstellungen von Wislocki et al. (1940) eine zwischen 16 und 50 mm liegende SST-Länge. Nach Wislocki (1930) zeigt auch ein Embryo von 21 mm noch offene Augen und lediglich winzige Lidanlagen. Mit 33 mm SST liegen n. Lindahl (1948) Kopfmerkmale vor, die für VF charakteristisch sind: der sekundäre Gaumen ist geschlossen, Ersatzossifikation noch nicht vorhanden, von den Deckknochen fehlen Interparietale, Goniale und Tympanicum. Nach diesen Daten unterscheidet sich VF von *Procavia capensis* sicher vom VF-Stadium der *Perissodactyla* und der *Sirenia*, wo VF-Merkmale im Kopf zusammen mit dem spät gebildeten Lidverschluss erst bei Stadien von 60 mm SST auftreten. Das Lidverschluss-Stadium von *Procavia capensis* ist längenmässig eher jenem der *Carnivora* zu vergleichen. — Gemäss den Angaben zur Gliedmassenentwicklung von *Procavia daemon* (Ursing, 1934) dürfte VF bei dieser Art entweder kleiner sein als bei *Procavia capensis* oder aber es liegt hier eine Verspätung der Kopf- gegenüber der Extremitätendifferenzierung vor, wie wir sie bei den *Artiodactyla* antreffen werden. Mit 32 mm SST sind nämlich die VF-Merkmale in den Gliedmassen überschritten und mit der diaphysischen Verknöcherung der Metacarpalia, -tarsalia und der Endphalangen ist die Stufe Eu-NH erreicht. — Die Arbeit von Fischer (1903) gibt nur ganz generelle Hinweise zur Ossifikation, sodass eine Zuordnung seiner bearbeiteten Embryonen zu bestimmten Gestaltstadien nicht möglich ist. Wir können einzig sagen, dass Stadium MAB bei *Heterohyrax syriacus* wohl länger als 81,5 mm sein muss, da bei einem Feten dieser Längenausdehnung die Tarsalia und Carpalia noch knorpelig vorliegen. — Beim eigenen Stadium *Dendrohyrax arborea* mit noch geschlossenen Augen, pigmentiertem Integument und einer SST-Länge von 104 mm sind Talus und Calcaneus in Verknöcherung begriffen. Die Schnittserie durch die Ohrregion dieses Tieres zeigt einen abgelösten Malleus und ein völlig mesenchymfreies Cavum tympani. Stadium MAB scheint hier bereits überschritten. Der mit offenen Augen geborene Neonatus mit weitgehend abgeschlossener Ossifikation der Gliedmassen und teilweise durchgebrochenem Gebiss weist ein stark behaartes Integument auf.

Die Neugeborenen werden als sehr aktive und von den Eltern unabhängige Wesen beschrieben. Auch die Wurfgrösse mit 1—2 bei *Dendrohyrax arboreus* und *Heterohyrax syriacus*, sowie mit 2—3 bei *Procavia capensis* bezeugt den Fortschritt zu evoluierter O-Stufe. Ein TI von 15,8 zeigt eine Massenentfaltung des Gehirns an, wie sie sich bei den niedrig cerebralisierten *Artiodactyla* findet.

Bei einer Tragzeit von etwa 8 Mo, die ROCHE (1962) für alle drei Gattungen als hochwahrscheinlich annimmt, stellt sich die Gruppe als zu den Dehnungsformen gehörend dar.

PROBOSCIDEA

Das Museum von Lourenço Marques besitzt den kleinsten existierenden *Loxodonta*-Embryo; er misst 33 mm SST und zeigt durch seine schon über den Unterkiefer rostral wachsenden Oberlippen die Tendenz zur Rüsselbildung an; sein Alter wird auf 1—2 Monate geschätzt. Ein zweites in der Handbuchdarstellung von FRADÉ (1955) abgebildetes Stadium misst 48 mm; seine Oberlippe greift bereits sehr deutlich als 5 mm lange Rüsselanlage über die Unterlippe hinaus. — TOLDT (1914) beschreibt Augenschluss-Stadien von 66 mm für den indischen, von 72 mm SST für den afrikanischen Elefanten. Eine kleine zentrale Spalte beim 72 mm-Feten zeigt an, dass es sich um ein frühest mögliches Lidverschluss-Stadium handelt. Es liegen damit VF-Längen vor, wie wir sie bei den *Artiodactyla* feststellen werden. Leider verfügen wir über keine Angaben, was die innere Organisation dieser Feten betrifft. Ein viel älteres Stadium von *Loxodonta africana* von 210 mm SST und 10 Mo wird von EALES (1925, 1926, 1931) dargestellt. Das Integument ist mit Ausnahme der Rüsselregion völlig nackt, jedoch pigmentiert. Die Ossifikation der Ohrkapsel hat eingesetzt, die Carpalia sind noch vollständig knorpelig und sogar die Tarsalia sind ohne Ossifikationsbeginn. Mit der Verknöcherung der proximalen Phalangen ist Stadium Eu-NH etwas überschritten. Erstaunlicherweise sind bereits beim Vorliegen dieser wenigen Verknöcherungszentren die Lider voneinander getrennt. Derart relativ zur Gestaltentwicklung früh erfolgendes Augenöffnen findet sich sonst nur noch bei den *Cetacea*. Auch *Elephas maximus* scheint die Augen relativ zur Gestaltentwicklung sehr früh und nach ähnlich kurzer intrauteriner Dauer zu öffnen. TOLDT (1913, 1918) beschreibt ein Stadium von 560 mm und 11 Mo, das ossifikationsmässig nicht ganz so weit differenziert ist wie der von EALES bearbeitete Fetus; die proximalen Phalangen sind nämlich hier noch ohne Ossifikationsbeginn. Die Arbeit von 1914 enthält die Bemerkung, die Lider seien zu einer schmalen Spalte geöffnet.

Elephas maximus wird nach 21 Mo und mit etwa 90 cm Länge, *Loxodonta africana* nach 22 Mo und etwas weniger als 100 cm geboren.

Artiodactyla und Perissodactyla

1. *Geburtsorganisation*

Artiodactyla und *Perissodactyla* gehören zu den bei Geburt gestaltlich sehr ausdifferenzierten *Mammalia*. Es fehlt bei den hier aufgeführten Vertretern einzig *Sus scrofa* n. Schinz (1937) noch ein Ossifikationszentrum im Carpus. Lesbre (1897) gibt für den Gliedmassenzustand des indischen Schweins mit Schinz übereinstimmende Daten. Über einen neugeborenen *Hippopotamus amphibius* von 85 cm Länge orientiert ein Röntgenbild in Toldt (1915); es liegt weit fortgeschrittene Verknöcherung vor. Auch bei *Ovis aries* ist n. Andrejeva (1940) die Ossifikation nahezu abgeschlossen. *Tapirus*, *Equus* und *Bos* gehören n. Schinz zu den bei Geburt am weitest differenzierten Neonaten.

2. *Ontogenesetypus*

Die *Ungulata* mit bei Geburt dermassen abgeschlossener Gestaltentwicklung, dass die Jungen verkleinerte Abbilder der Adultformen darstellen, gehören zum Typus des Nestflüchters schlechthin. Kurz nach dem Verlassen des Mutterleibes stehen die Jungen auf ihre wohl noch etwas wackeligen Beine und sind zur artgemässen Fortbewegung fähig. *Hippopotamus amphibius* schwimmt n. Burton (1957) schon wenige Stunden nach Geburt, das Junge des Zwergflusspferdes *Choeropsis liberiensis* muss Schwimmen und Tauchen n. Lang i. Grzimek (1967) erst lernen. Eine gewisse Brutpflege wird neben dem Säugen darin geübt, dass bei wildlebenden Formen wie Antilopen die Jungen noch einige Zeit im Gebüsch versteckt gehalten werden. — Es tritt indessen der Nestflüchter-Typus nicht in allen Gruppen gleichermassen in Erscheinung. Die Gattungen *Hylochoerus* mit 6—8 und *Sus* mit 5—7 Jungen haben Wurfgrössen, die für Nesthocker typisch sind. Es erfolgt aber innerhalb der Schweineartigen Reduktion der Wurfgrösse auf 2—1 (Tab. 15) bei *Babyrussa* und beim Tayassu. *Sus domestica* im besonderen steht den Nesthockern durch zwei weitere Eigentümlichkeiten nahe: 1. der Vermehrungsfaktor mit 4,8 erreicht fast den Grenzwert 5. Der grosse Faktor kann aber nicht etwa mit dem spät in der Ontogenese und nur etwa 10/13 Tage vor Geburt sich ereignenden Augenöffnen erklärt werden, sahen wir doch in Teil 2, dass mit Ausnahme des Menschen der Vermehrungsfaktor bei Lidtrennung um Werte von 2/3,5 oszilliert. Hingegen steht mit dem späten Augenöffnen die zweite an Nesthocker erinnernde Eigenheit, die motorische Unreife bei Geburt in Zusammenhang. Die Ferkel sind erst etwa 8 Tage nach Geburt dazu fähig, gemeinsam mit ihrer Mutter das erstemal das Nest zu verlassen.

Zum intrauterinen Augenöffnen anderer Arten liegen wenige weitere Angaben vor. *Bos taurus* löst n. Addison (1921) die Lidverwachsung schon auf Stadien von

TABELLE 15

Ungulata

	TI	Tragzeit	Wurfgrösse	Intrauterines Augenöffnen	i. ASDELL nicht aufgeführte Autoren
'nochoerus porcus		4 Mo	4—6		
rvatus		~130	5—8		
:crofa (Wildform)	22,5	115/118	5—8	105 ET	ZUCKERMAN (1952), HESS (1921)
ochoerus aethiopicus	21,9	171/175	gewöhnlich 4		
choerus meinertzhageni		125	6—8		
'russa babyrussa		125/150	1		
ssu tajacu		142/148	2		
opotamus amphibius	17,0	237 ± 1,2	1	≦131 ET	TOLDT (1919)
'ropsis liberiensis		201—210	1		
ı glama	36,8	11 Mo	1 gelegentlich 2		
ıcos	33,1	240	1		ZUCKERMAN (1952)
elus bactrianus	41,7	m 406	1		
'omedarius	50,2	m 389 ± 2,1	1		
'eolus capreolus		20 Wo effektive Entwicklungszeit	1		
'aurus		277/290	1	~180 ET	ADDISON (1921)
zebu	35,6		1		
'a hircus		151	2/3		
aries		144	1—3		
. musiman	28,2				
's caballus	39,9	329/345	1,2		
:inus	39,8	~365	1		
'us indicus	22,4	~13 Mo	1		
'rrestris	21,4	397 ± 2	1		
rorhinus sumatrensis		7 Mo	1		
ros bicornis	22,4	530/550	1		

ılle Angaben n. ASDELL (1964), soweit keine speziellen Autoren angeführt werden

40/47 cm Länge und n. LESBRE (1897) 6 EMo, d.i. 4 Mo vor Geburt. CARLENS (1928) gibt für die Gestaltorganisation eines derartigen Feten (48 cm) Ossifikation des Calcaneus, Talus und Ulnare an. — Über das intrauterine Augenöffnen von *Hippopotamus amphibius*, das ähnlich wie bei *Bos* etwa nach 6 Mo intrauteriner Entwicklung, jedoch nur etwa 2 Mo vor Geburt erfolgt, orientiert TOLDT (1918). Er stellt einen Feten von 40 cm und 131 ET dar, der bei offenen Augen über eine fortgeschrittenere Gestaltsituation verfügt als *Bos taurus*, sind doch 4 ossifizierte Carpalia und 6 Tarsalia mit Verknöcherungskernen vorhanden. Es liegt natürlich die Möglichkeit offen, dass das Augenöffnen schon in Zuordnung zu einem weniger differenzierten Gestaltzustand stattgefunden hat.

3. *Ontogenese-Zeitpläne*

Die Aufstellung von Zeitplänen ist in dieser Gruppe dadurch erschwert, dass Gliedmassen- und Kopfentwicklung die in Teil 3 besprochene Sonderung aufweisen. Wenn wir im folgenden vorerst lediglich die Kopfdifferenzierung berücksichtigen, bekommen wir die in Abbildung 7 dargestellten Verhältnisse.

Das Lidverschluss-Stadium zeichnet sich mit durchschnittlich 60 mm SST gegenüber jenem der bereits besprochenen Gruppen durch grössere Ausdehnung aus und zeigt lediglich Übereinstimmung mit jenem der *Cetacea* und *Proboscidea*.

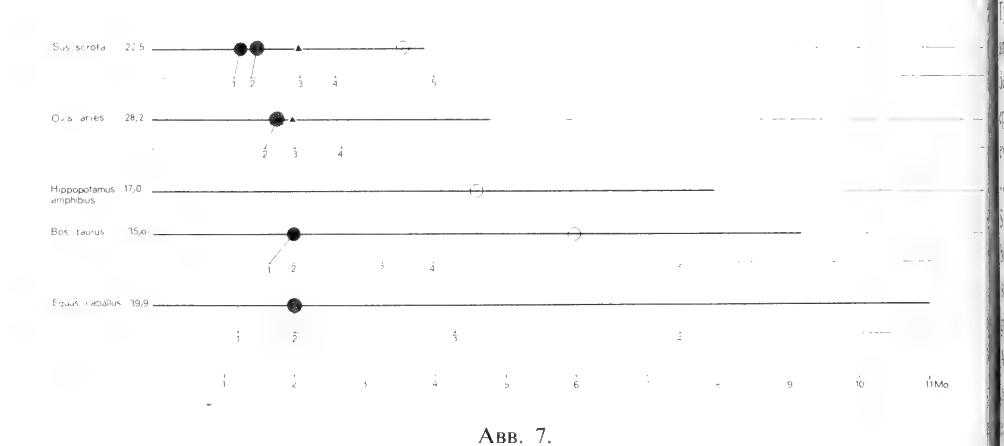


ABB. 7.

Zeitpläne von *Artiodactyla* und *Perissodactyla*.
Wegen der verschiedenen Entwicklungsgeschwindigkeit von Kopf und Gliedmassen sind die wichtigsten Etappen gesondert dargestellt. Die im Kopf erreichten Differenzierungsgrade sind mit den üblichen Symbolen auf der dick ausgezogenen, die in den Gliedmassen vorhandenen mittels Zahlen auf der dünnen Strecke darunter gekennzeichnet. Das Auseinanderweichen ist bei *Bos taurus* mit doppelt so langer Tragzeit deutlicher zu sehen als bei *Ovis aries* und *Sus scrofa*. *Equus caballus* zeigt eine mit den übrigen *Eutheria* übereinstimmende Zuordnung der Kopf- und Gliedmassenentwicklung.
1. Gliedmassenmerkmale von VF; 2. Gliedmassenmerkmale von Eu—NH; 3. Ossifikationsbeginn im Calcaneus; 4. Ausser im Calacaneus auch im Talus Knochenkern vorhanden; 5. Tarsus und Carpus in Ossifikation.

Bei *Sus scrofa* ist die Lidverwachsung n. HESS (1921) bei einem Stadium von 60 mm makroskopisch abgeschlossen. Nach weiteren Angaben bei ANDERS (1924) für 54 mm SST liegen im Kopfskelett mit fast vollständigem Deckknocheninventar VF-Merkmale vor. Für *Ovis aries* kenne ich den genauen Zeitpunkt der eben abgeschlossenen Lidverwachsung nicht. Nach WACHNITZ (1939) ist der Verschluss bei einem Stadium von 45 mm und 42 ET (Alter n. BARCROFT et al., 1937) noch nicht ausgebildet; die Lidfalten bedecken hier die Augen erst zur Hälfte. Es ist jedoch die Lippenverwachsung im Entstehen. BOGOLYUBSKY (1940) gibt die Lidbildung übereinstimmend für Stadien von 41/42 ET an. Lokalisieren wir vollendeten Lidverschluss bei 60 mm SST, so stellen wir für die übrigen Kopf-

merkmale ein leichtes Überschreiten der VF-Merkmale fest: bei 60 mm und 47 ET ist n. SCOTT (1951) nämlich eine erste Andeutung der Gelenkspalten im SKG vorhanden. Doch habe ich für ein eigenes Stadium von 82 mm SST ein immer noch sehr geringfügiges Überschreiten der Organisation VF festgestellt. Bei *Capreolus capreolus* ist die Lidverwachsung nach Abbildung 36 in seiner Normentafel von SAKURAI (1906) für einen Feten von etwa 46 mm SST dokumentiert. *Bos taurus* realisiert den Lidverschluss n. ADDISON (1921) mit 55/60 mm und n. LESBRE (1897) 2 Mo. Ein eigenes Stadium von 61 mm weist die für VF charakteristischen Ossifikationsmerkmale auf: von den Deckknochen ist das Tympanicum nur schwach ausgebildet, Goniale und Interparietale noch nicht angelegt; Ersatzossifikation ist noch keine festzustellen, die knorpelige Vorstufe des Alisphenoids besteht aber bereits aus grosszelligem Material. Die Lippen sind epithelial verwachsen, der Meatus acusticus geschlossen und der Porus acusticus externus von der Pinna überdeckt. *Equus caballus* hat bei einem eigenen Stadium von 72 mm völlig verwachsene Lider. Dies Stadium von 62 ET (n. GURLT, i. SAARNI, 1921) ist der Organisation Eu-NH nahe: das SKG ist fast fertig ausgebildet, nur des Discus articularis noch nicht sauber abgezogen. Das Alisphenoid ist beinahe vollständig, das Basioccipitale teilweise ossifiziert. SÖRENSEN (1931) gibt für ein Stadium von 74 mm folgende Merkmale: die Deckknochen mit Ausnahme des Interparietale sind angelegt, die Ala temporalis liegt fast fertig ossifiziert vor. Es entspricht mein *Equus*-Stadium von 62 ET und 72 mm SST einem *Bos*-Feten von 105 mm und 77 ET (Alter n. GURLT, i. FRANCK, 1887).

Auch für die weiteren Kopfstadien finden wir in der Literatur wenig Angaben. Stadium Eu-NH wird von *Sus scrofa* nach den von ANDERS (1924) vermittelten Fakten etwa mit 85 mm SST und ungefähr 47 ET erreicht. Der Autor gibt für diesen Zeitpunkt folgende Ersatzossifikationen an: Alisphenoid, Basi-, Ex- und Supraoccipitale, sowie Orbitosphenoid. Bei *Ovis aries* liegt ein fertiges SKG n. SCOTT (1951) bei Stadien von 72 mm SST und 50 ET vor. Ein eigenes Stadium von 82 mm hat jedoch VF noch wenig überschritten: die Ersatzverknöcherung ist minim und beschränkt sich auf Orbito- und Alisphenoid. Im Unterschied zu SCOTT (1951) der zwischen Malleus und Incus für einen Feten von 50 mm eine Gelenkspalte erwähnt, kann ich in meinem älteren Stadium eine solche noch nicht feststellen. Die epitheliale Verbindung zwischen Ober- und Unterlippe ist wie bei primitiven *Eutheria* dieser Gestaltorganisation gelöst. Mein zweiter zu einem Aufhellungspräparat verarbeiteter *Ovis*-Fetus von ebenfalls 82 mm SST stimmt in Kopf- und Gliedmassenzustand ziemlich genau mit dem Aufhellungspräparat von *Bos* 100 mm überein. Es entsprechen sich nach dem oben gesagten also folgende Alterstadien in ihrer Skelett-Organisation, die zwischen VF und Eu-NH liegt: *Ovis aries* von 48, *Bos taurus* von 77 und *Equus caballus* von 62 ET. Bei *Bos taurus* von 105 mm (Schnittserie) stelle ich ein SKG mit fast vollständig abgezogenem Discus articularis fest, beginnende Ossifikation in Ala

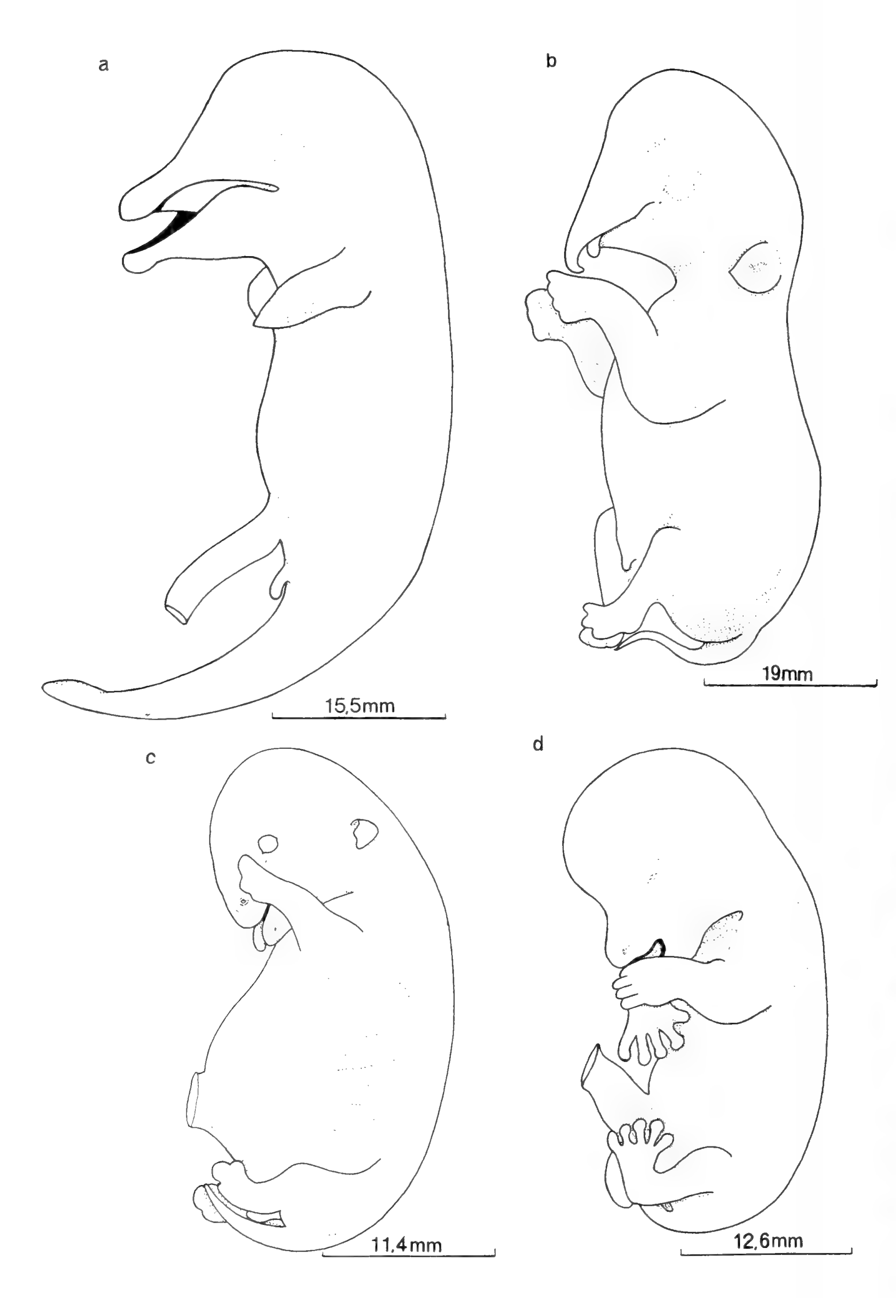


Abb. 8.

Spezifische Merkmale im Habitus von Lidverschluss-Stadien.
a. *Balaenoptera physalus*; b. Afrikanisches *Rhinoceros*;
c. *Elephas maximus*; d. *Ursus arctos*.

temporalis und Exoccipitale. Nach WACHNITZ (1939) beginnt bei einem Feten von 115 mm und n. GURLT etwas mehr als 77 ET der Abbau der Lippenverwachsung; ihr vollständiges Verschwinden liegt bei einer Länge von 211 mm und > 98 < 120 ET vor.

Zur Malleusablösung verfüge ich über folgende Angaben. Für *Sus scrofa* gibt PARKER (1874) die Abbildung eines Feten von 152,4 mm, bei dem der Malleus sich vom Meckelschen Knorpel getrennt hat, das ist n. STÖCKLI (1922)

TABELLE 16

Ungulata : Kopf- und Gliedmassenstadien
(SST-Längen der Stadien in mm)

enbezeichnung ie Gliedmassen en Kopf	1 VF	2 Eu-NH	3 MAB	4	5	6
lomestica						
liedmassen: CURGY (1965)	35 mm 4—6 Wo	74 79 mm 7 Wo	116 mm 8/10 Wo	186 mm 11/15 Wo		ende Tragzeit
ATTEN (1948), Alter n. ERSH (1937)	35 mm > 30 ET	vor 65 mm < 45 ET	90 mm			
opf NDERS (1924), PARKER (1874)	um 60 mm 38 ET	um 85 mm 47 ET	≦ 125 mm vor 63 ET			
aries						
liedmassen: NDREJEVA (1940)			50/67 ET	80 90 ET		90/115 ET
ARRIS (1936)	40 ET	42 ET	61 ET	80 ET		95 ET
genes Stadium		82 mm 48 ET				
opf ACHNITZ (1937), SCOTT (1951)	um 60 mm 47 ET	nach 82 mm nach 48 ET	125 mm 60 ET			
aurus						
liedmassen: CURGY (1965)	38/46 mm 7/8 Wo	82 mm 8 9 Wo	188 mm 14/17 Wo	373/390 mm 4/5 Mo	720/780 mm 8/9 Mo	780 mm 9 Mo
ARLSEN (1927), Alter n. URLT i. FRANCKE (1887)	38 mm > 49 ET	60 mm 56 ET	160/170 mm ≳ 98 ET	270/320 mm ≲ 120 ET	510/520 mm > 150 < 180 ET	700/730 mm > 210 < 240 ET
opf: eigene Stadien d ADDISON (1921)	55/60 mm 56/60 ET	> 110 mm > 77 ET				
s caballus						
liedmassen: CURGY (1965)		70 mm 8 Wo	250/395 mm 17/23 Wo	250/760 mm 17/40 Wo	760 mm	860 mm 52 Wo
ARLSEN (1927)	33/37 mm 5 Wo		170 mm > 15 < 18 Wo			
ÜPFER (1931)		85 mm		540 mm 30/33 Wo	600 mm 36 Wo	
opf: eigenes Stadium ter n. GURLT SAARNI (1921)		> 72 mm > 62 ET				
NIA stadien	*Trichechus* < 68,5 gL < 136 mm RL	*Dugong* > 150 mm RL	*Dugong* ~ 420 mm SST			

Bezeichnung der Gliedmassenstadien (1—5) nach Vorkommen primärer Zentren: 1. Lange Elemente des Stylo- und Zeugoums; 2. Metacarpalia 3,4 und Endphalangen 3,4: *Artiodactyla*; Metacarpalia 2,3,4 und Endphalange 3: *Perissodactyla*; lcaneus; 4. Calcaneus + Talus; 5. Alle Carpalia; 6. Alle Tarsalia.

bei einem Alter zwischen 57 und 63 ET. Bei *Ovis aries* erfolgt n. SCOTT (1951) die Malleusablösung mit 60 ET.

Aufgrund dieser Kopfmerkmale ergeben sich in Abbildung 7 ganz ähnliche Zeitpläne für *Sus scrofa* und *Ovis aries*; die Stadien liegen bei *Ovis aries* entsprechend der etwas längeren Tragzeit lediglich etwas weiter auseinander. Noch deutlicher ist die Verschiebung bei *Bos taurus* und *Equus caballus* mit je höherem TI. Beachten wir in Abbildung 7 auch die Gliedmassen (n. Tab. 16 mit Angaben n. CURGY, 1965), so sehen wir die früher schon erwähnte Verschiebung im Auftreten von Gliedmassen- und Kopfmerkmalen bei *Sus*, *Ovis* und *Bos*, während bei *Equus caballus* die bei andern *Eutheria* übliche Zuordnung von Kopf- und Extremitätendifferenzierung vorliegt. Die Verschiebung ist umso deutlicher zu erkennen, je langsamer die Gestaltentwicklung der Formen mit langer Tragzeit abläuft. Zur Zeit, da die Gliedmassen von *Sus scrofa*, *Ovis aries* und *Bos taurus* Merkmale des Stadiums VF aufweisen, ist ausserdem der Gaumen geschlossen, das Urogenitalsystem hat die für VF typische Differenzierung erreicht.

SIRENIA

Die *Sirenia* stellen eine Gruppe mit sehr weit zurückreichender Fossildokumentation dar. Die ältesten Funde bezeugen noch Formen mit deutlich ausgebildetem Becken, welches bei den rezenten Vertretern stark reduziert vorliegt; die Hintergliedmassen sind im Verlaufe der Phylogenese vollständig verschwunden.

Angaben zur Ontogenese sind hingegen sehr dürftig. KÜKENTHAL (1897) beschreibt die Entwicklung der äusseren Körpergestalt von Vertretern der Gattung *Trichechus (Manatus)*. Bei *T. latirostris* von 136 mm Rücken- und 68,5 mm direkter Körperlänge ist der Kopf des Feten noch deutlich vom Rumpf abgesetzt, die Vorderextremitäten in Ober- und Unterarm, sowie Hand gegliedert; Reste von Hinterextremitäten sind nicht feststellbar. Nach den Angaben von HIRSCHFELDER (1936) ist die Organisation VF leicht überschritten, indem die Ala temporalis nicht wie bei andern VF-Stadien lediglich beginnende, sondern bereits fortgeschrittene Ossifikation aufweist; die übrigen chondralen Kopfelemente zeigen jedoch noch keinen Verknöcherungsbeginn. Der Meckelsche Knorpel besteht aus einem einheitlichen Knorpelstab. Stadium VF ist auch insofern etwas überschritten, als das Dentale Sekundärknorpel aufweist. Mit einer Länge von etwas weniger als 68 mm SST passt VF von *Trichechus* gut zu den verwandtschaftlich nahestehenden *Ungulata* mit SST-Längen von 60 mm SST.

Ein *Dugong*-Stadium von 150 mm Rückenlänge und etwas fortgeschrittenerer Verknöcherung wird von MATTHES (1921) dargestellt. Es besteht ausser vollständiger Ossifikation im Alisphenoid beginnende Ossifikation im Supra- und

TABELLE 17

Ontogenesetypen der Mammalia

Ontogenesetypen	Gestaltevolution	Gehirn-Evolution		Ausnahmen von der Praezedenzregel
Primitive NESTHOCKER	1. Extreme Nesthocker einer Gestaltstufe vor VF	TI< 10	Monotremata	
			Marsupialia	
	2. Ev. Gestaltstufe VF	TI< 10	Insectivora	
	3. Gestaltstufe Eu-NH	TI< 10	Insectivora	
			Rodentia	TI> 10 Sciurumorpha
	4. Gestaltstufe zwischen Eu-NH und MAB	TI∼10	Tupaiidae	
	5. Gestaltstufe MAB	TI< 10	Tenrecidae	
		TI∼10	Lagomorpha	TI> 10 Fissipedia
NESTFLÜCHTER				
a. Primitive		TI< 10	Insectivora	
			Rodentia	
			Chiroptera	
b. Evoluierte *		TI 10—20	Insectivora ?	
			Rodentia *	
			Lagomorpha ?	
			Xenarthra *	
			Hyracoidea *	
			Prosimiae	
Evoluierte NESTHOCKER		TI 20—40	Artiodactyla *	
			Perissodactyla *	
			Platyrrhina	
		40—50	Perissodactyla *	
		—70	Catarrhina	
		150	Proboscidea *	
		bis 200	Cetacea *	
		214	Homo sapiens	

Exoccipitale. Die durch Blastem voneinander geschiedenen Gehörknöchelchen sind knorpelig, der Malleus geht kontinuierlich in den Meckelschen Knorpel über. *Dugong dugong* von 150 mm Länge ist *Bos taurus* von 100/105, *Ovis aries* von 82 und *Equus caballus* von 72 mm vergleichbar. Nach den von FREUND (1897) erarbeiteten Befunden (Tab. 16) sind auch die älteren Feten jenen der Huftiere in Organisation und Grösse ähnlich.

ZUSAMMENFASSUNG DES 4. TEILS

1. Die in den Teilen 1—3 ausgeführten Erörterungen zur Evolution des O-Typus der *Eutheria* werden im vorgelegten 4. Teil anhand der Vertreter verschiedener systematischer Zugehörigkeit durch weitere Beispiele belegt.

   Hinsichtlich des Vorkommens verschiedener O-Typen sind zwei Gruppen systematischer Einheiten zu unterscheiden: In der 1. findet sich eine Vielfalt von Geburtszuständen vor; sie umfasst *Rodentia*, *Insectivora*, *Xenarthra*, *Prosimiae*, *Fissipedia*. Die hier noch vorhandenen primitiven und gleichsam „fossilisierten" O-Typen sind modellartige Zeugnisse für die Evolutionsprozesse, von denen in der 2. Gruppe nur noch das Ergebnis festzustellen ist und für deren Rekonstruktion lediglich noch Ontogenese-Stadien zur Verfügung stehen. Es wird der Beschreibung dieser Stadien und ihrer Dokumentation durch Autorenhinweise deshalb besondere Sorgfalt gewidmet. Zu dieser zweiten Gruppe, in deren systematischen Einheiten Uniformität der O-Typen erreicht worden ist, gehören die *Simiae*, *Proboscidea*, *Ungulata*, *Pinnipedia*, *Cetacea*.

   Es zeigt sich, dass anlässlich der Evolution der Nesthocker zu Nestflüchtern eine Veränderung der Gestaltreife bei Geburt, bei der stammesgeschichtlichen Weiterentwicklung der Nestflüchter vor allem eine Steigerung der Hirnmasse stattfindet. Ausnahmsweise wird bei der Phylogenese zu höher cerebralisierten Formen die Stufe des primitiven Nestflüchters umgangen (Ausnahmen zur Praezedenzregel), Tab. 17).

2. Die Grössenverhältnisse der Lidverschluss-Stadien decken sich mit der systematischen Zugehörigkeit. Längen von 15—30 mm SST sind vorhanden bei den *Rodentia*, *Insectivora*, *Xenarthra*, *Pholidota*, *Primates*. Längen von 40 mm SST sind bei den *Fissipedia* und *Pinnipedia* festzustellen, von 60 mm bei den *Artiodactyla*, *Perissodactyla*, *Proboscidea* und *Cetacea*. Die SST-Längen der *Chiroptera* mit 12/15 mm und weniger fallen als geringste auf. Eventuell können sie als Anpassung an die fliegende Lebensweise der Mütter verstanden werden.

   Schon zur Zeit des früh erfolgenden Lidverschlusses sind die gruppenspezifischen Habitusmerkmale ausgebildet (Abb. 8).

3. Die bei *Insectivora* und *Rodentia* als ursprünglich erkannte Zuordnung der Entwicklung von Gliedmassen- und Kopfmerkmalen ist in folgenden weiteren Gruppen durch Literaturangaben belegt: *Chiroptera*, *Lagomorpha*, *Fissipedia*.

   Abweichungen hinsichtlich der Zuordnung finden sich bei den *Xenarthra*, den *Artiodactyla* und ev. bei den *Hyracoidea*. Bei *Cetacea*, *Sirenia* und *Pinnipedia* konnten die Verhältnisse einerseits wegen der Spezialisierung der Extremitäten, anderseits infolge der z.T. recht mangelhaften Dokumentation nicht nachgeprüft werden.

4. Die mit Hilfe der Zeitpläne verglichenen Ontogenesen lassen durchwegs die im allgemeinen Teil festgestellten Veränderungen erkennen: additive Tragzeitverlängerung mit Verschiebung des Geburtsmomentes bei der Evolution zum primitiven, multiplikative bei der Evolution zum höher cerebralisierten Nestflüchter.

5. *Eutheria* mit verlangsamter Entwicklungsgeschwindigkeit (= Dehnungsformen) finden sich vor allem in den unter Gruppe 1 zusammengefassten Ordnungen: bei den *Rodentia*, *Insectivora*, *Chiroptera*, *Xenarthra*, *Prosimiae* und innerhalb der *Fissipedia* bei den *Mustelidae*.

6. Der als Sonderform der evoluierten Nestflüchter verstandene Nestflüchter mit Nesthockermerkmalen (= sekundärer Nesthocker n. PORTMANN, 1944) kommt dort vor, wo die Geburt bei oder kurz nach Augenöffnen stattfindet: bei vielen *Simiae*, bei *Xenarthra*, eventuell bei *Pholidota*.

7. Der Ontogenesetypus des evoluierten Nesthockers ist vor allem innerhalb der *Fissipedia* anzutreffen. Er findet sich ausserdem bei den *Sciurumorpha* und höchst wahrscheinlich bei wenigen *Prosimiae*.

RÉSUMÉ

1. Dans la quatrième partie nous essayons surtout de démontrer par un grand nombre d'exemples ce qui a été traité d'une manière générale dans les parties 1-3.

   Concernant les types d'ontogenèse, il est possible de distinguer deux groupes d'*Euthéria*. Dans le premier, comprenant les rongeurs, les insectivores, les édentés, les prosimiens et les fissipèdes, il existe une multiplicité de types ontogéniques; dans le second groupe, comprenant les simiens, les ongulés, les proboscidiens et les pinnipèdes, dont l'évolution a atteint un degré supérieur, on ne peut distinguer que le nidifuge hautement cérébralisé. Le tableau 17 montre que l'évolution du nidicole en nidifuge consiste en une progression de la maturation somatique des nouveaux-nés. La phylogenèse du nidifuge

comprend surtout l'augmentation de la masse cérébrale. Les exceptions à la règle de PORTMANN se trouvent chez les *Sciurumorpha* et *Fissipedia*.

2. L'étude comparée des embryons au stade de la fusion des paupières tout juste achevée révèle des similitudes de grandeur suivantes: les longueurs de 15-30 mm SST se trouvent parmi les rongeurs, les insectivores, les lagomorphes, les édentés et les simiens. Les carnivores mesurent 40 mm, les ongulés, les proboscidiens et les cétacés environ 60 mm. Les embryons des chéiroptères ne mesurent que 12/15 mm. Peut-être s'agit-il d'une adaptation à la vie aérienne de la mère. De plus, ce stade primitif de fusion des paupières montre déjà très nettement les caractéristiques du groupe systématique; notons surtout les exemples de la figure 8: *Elephas maximus*, *Balaenoptera physalus* et *Rhinoceros africanus*.

3. Le développement des caractères somatiques considérés comme primitifs dans la première partie pour les insectivores et les rongeurs s'accomplit de manière identique chez les lagomorphes, les chéiroptères et les fissipèdes. Des hétérochronies se rencontrent surtout chez les édentés et les ongulés. A ce point de vue, les groupes des cétacés, des siréniens et des pinnipèdes ne sont pas encore étudiés.

4. Les changements chronologiques surviennent dans tous les groupes de la manière suivante: un allongement du séjour intra-utérin aboutit à l'évolution du nidicole au nidifuge; par contre, une prolongation de chacune des périodes embryologiques a lieu pendant l'évolution du nidifuge primitif au nidifuge hautement cérébralisé.

5. En outre, il existe des espèces à chronologie modifiée du type des *Euthéria* hautement cérébralisés mais n'ayant pas augmenté les indices cérébraux. Ces cas se trouvent chez les rongeurs, les insectivores, les chéiroptères, les édentés, les prosimiens et les mustélidés.

6. Les nidicoles secondaires (PORTMANN), cas spéciaux de nidifuges, naissent peu de temps après l'ouverture des yeux. Ce type d'ontogenèse se trouve chez les simiens, les édentés et peut-être parmi quelques pholidotés.

7. Les nidicoles à cérébralisation élevée se rencontrent chez les fissipèdes, les *Sciurumorpha* et peut-être parmi quelques prosimiens.

SUMMARY

1. In this fourth part we try to extend with a greater number of cases what was more generally treated in the parts 1-3. So far as the evolution of ontogenetical type is concerned, we can distinguish two groups of *Eutheria*. In the first one,

to which belong the *Rodentia*, *Insectivora*, *Xenarthra*, *Prosimiae* and *Fissipedia*, we find numerous ontogenetic types; in the second one, containing *Simiae*, *Ungulata*, *Proboscidea* and *Pinnipedia* and in which the evolution of brain reaches a high degree, we find as only ontogenetic type the nidifugeous newborn. Table 17 shows that evolution from the nidicole to the nidifuge type consists of alterations of somatic maturation in the newborn. The phylogenesis of the nidifuge however consists of an increase of the brain mass. Among the *Sciurumorpha* and *Fissipedia* we find some exceptions to PORTMANN's rule of precedence.

2. The comparative study of embryos at the stage immediately following eyelids closure allows the following constatations. 1. About their length: 15-30 mm CR-lengths are found in the *Rodentia*, *Insectivora*, *Xenarthra*, *Simiae*. However the embryos of *Carnivora* are 40 mm, those of *Ungulata*, *Proboscidea* and *Cetacea* about 60 mm long. The embryos of *Chiroptera* have a length of only 12-15 mm CR. We have probably to deal here with an adaptation to the flying life. 2. The young embryos at the stage immediately following eyelids closure already show the characteristics of their systematic group. Figure 8 calls particular attention to *Elephas maximus*, *Balaenoptera physalus* and *Rhinoceros africanus*.

3. In our first part, we found in the *Insectivora* and *Rodentia* a primitive pattern of the developmental timing in the different parts of the body. This fact is in accordance with our latest literature findings concerning the *Lagomorpha*, *Chiroptera* and *Fissipedia*. Among the *Xenarthra* and *Artiodactyla*, heterochronies are found. The *Cetacea*, *Sirenia* and *Pinnipedia* are not yet known from this point of view.

4. The evolution from nidicole to nidifuge type consists of a postponement of birth. The phylogenesis from primitive to highly cerebralized *Eutheria* is however prepared by a prolongation of each of the embryological periods.

5. Moreover there are some groups with poorly developed brain masses presenting the same altered chronologies as those found in the highly cerebralized *Eutheria*. We find such cases among the *Rodentia*, *Insectivora*, *Chiroptera*, *Xenarthra*, *Mustelidae* and *Prosimiae*.

6. In the ontogenetic type which is called "secondary nidicole" by PORTMANN, birth occurs very soon after opening of the eyelids. We find it in the *Simiae* and *Xenarthra* and also perhaps among some *Pholidota*.

7. Highly cerebralized nidicoles are found among the *Fissipedia*, *Sciurumorpha* and perhaps among some *Prosimiae*.

Schlusswort

Der ordnenden Funktion wissenschaftlicher Bemühung stellen sich in der Biologie Hindernisse entgegen wie sonst wohl in keiner naturwissenschaftlichen Sparte. Das hängt damit zusammen, dass die bekannten quantitativ ausgerichteten Methoden zur adäquaten Erfassung der Lebewesen noch nicht ausreichen. Desungeachtet habe ich den mit Hilfe mathematischer Formeln aufgestellten Hirn-Indices von Portmann und Mangold-Wirz erheblichen heuristischen Wert zugemessen und die mit ihnen ausgedrückte Stufung der Säuger als Grundlage für die vorliegenden Studien betrachtet.

Als allgemeines Ergebnis dürfte die Einsicht wichtig sein, dass Studien zur Evolution der Ontogenesetypen der Erarbeitung stammesgeschichtlicher Prozesse innerhalb der *Mammalia* insofern förderlich sind, als es bei der Veränderung der Geburtszustände um Abwandlung von Ganzheiten geht.

Ich bin mir darüber im klaren, dass weitere Untersuchungen notwendig sein werden, um hier ausgesprochene Zusammenhänge zu bestätigen und um vorgelegte Hypothesen zu verifizieren. Ich bin aber auch überzeugt, dass weitere Vertiefung in die vorgelegten Probleme nicht zuletzt für modernere experimentell und physiologisch ausgerichtete Sparten der Biologie von Gewinn sein könnte.

LITERATUR

1. Arbeiten zum Ontogenesetypus

Asdell, S. A. 1964. *Patterns of Mammalian reproduction.* 2. ed. Cornell Univ. Press, New York.

Burton, M. 1957. *Die Kindheit der Tiere.* Rowohlts deutsche Enzyklopädie, 57.

Dieterlen, F. 1963. *Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese von Stachelmaus (Acomys) und Wanderratte (Rattus norvegicus). Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren.* Z. Säugetierk. 28: 193-227.

Kretschmann, H.-J. 1966. *Über die Cerebralisation eines Nestflüchters (Acomys cahirinus dimidiatus,* Cretzschmal *1826) im Vergleich zu Nesthockern (Albinomaus, Apodemus sylvaticus,* Linnaeus *1758) und Albinoratte.* Morph. Jb. 109: 376-410.

— 1967. *Die Myelogenese eines Nestflüchters (Acomys cahirinus minous,* Bate *1906) im Vergleich zu der eines Nesthockers (Albinomaus).* J. Hirnforsch. 9: 373-396.

Mangold-Wirz, K. 1966. *Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien.* Acta anat. 63: 449-508.

Martin, R. 1963. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese (Cavia cobaya* Schreb *und Rattus norvegicus* Exleben*).* Rev. suisse Zool. 69: 617-727.

MÜLLER, F. 1968. *Methodische Gesichtspunkte zum Studium der Evolution der Ontogenesetypen bei den Säugern.* Rev. suisse Zool. 75: 630-643.

— 1969*a*. *Zur frühen Evolution der Säuger-Ontogenesetypen. Versuch einer Rekonstruktion aufgrund der Ontogenese-Verhältnisse bei den Marsupialia.* Acta anat. 74: 297-404.

— 1969*b*. *Verhältnis von Körperentwicklung und Cerebralisation in Ontogenese und Phylogenese der Säuger. Versuch einer Übersicht des Problems.* Verh. naturf. Ges. Basel 80: 1-31.

PORTMANN, A. 1938. *Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem: I. Die Ausbildung der Keimblase.* Bio-Morph. 1: 49-66. *II. Zahl der Jungen, Tragzeit und Ausbildungsgrad der Jungen bei Geburt.* Bio-Morph. 1: 109-126.

— 1939. *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern.* Rev. suisse Zool. 46: 385-390.

— 1941. *Die Tragzeit der Primaten und die Dauer der Schwangerschaft beim Menschen. Ein Problem vergleichender Biologie.* Rev. suisse Zool. 48: 511-518.

— 1942. *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit.* Rev. suisse Zool. 49: 169-185.

— 1944. *Biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen.* 1. Aufl. Schwabe, Basel. J. Anat. 72: 113-148.

— 1945. *Die Ontogenese des Menschen als Problem der Evolutionsforschung.* Verh. schweiz. Naturf. Ges. 44-53.

— 1948. *Die cerebralen Indices beim Menschen.* Rev. suisse Zool. 55: 257-260.

— 1951. *Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger.* Rev. suisse Zool. 58: 427-434.

— 1952*a*. *Die allgemeine biologische Bedeutung der Cerebralisationsstudien.* Bull. schweiz. Akad. Med. Wiss. 8: 253-262.

— 1952*b*. *Besonderheit und Bedeutung der menschlichen Brutpflege.* Ciba-Z. 11: 4758-4763.

— 1955. *Nestflüchter und Nesthocker. Zwei Jugendformen und ihre Evolution.* Umschau 55: 631-634.

— 1957. *Zur Gehirnentwicklung der Säuger und des Menschen in der Postembryonalzeit.* Bull. schweiz. Med. Wiss. 13: 489-497.

— 1958. *Die Menschengeburt im System der Biologie.* Das Kind in unserer Zeit, Stuttgart: 9-19.

— 1959. *Die Entwicklungsperiode vom 11. bis 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln.* Vierteljschr. naturf. Ges. Zürich 104: 200-207.

— 1960*a*. *Goma, das Basler Gorillakind.* Doc. Geigy 3, 8: 1-10.

— 1960*b*. *L'ontogenèse humaine et le problème de l'origine.* Dialectica 14: 37-52.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Med. Grundl. forsch. Stuttgart 4: 1-62.

— 1965. *Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren.* Rev. suisse Zool. 72: 658-666.

EIBL-EIBESFELDT, I. 1950. *Beiträge zur Biologie der Haus- und der Ahrenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern.* Z. Tierpsych. 7: 558-587.

— 1951. *Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung des Eichhörnchen (Sciurus vulgaris L.).* Z. Tierpsych. 8: 370-400.

ENGLISH, P. F. 1923. *The dusky-footed wood rat (Neotoma fuscipes).* J. Mammal. 4: 1-9.

ERRINGTON, P. L. 1939. *Observations on young Muskrats in Iowa (Ondatra zibethica zibethica).* J. Mammal. 20: 465-478.

FAWCETT, E. 1923. *The primordial cranium of Xerus (Spiny Squirrel) at the 17 and 19 millimetre stages.* J. Anat. 57: 221-237.

FITCH, H. S. 1948 *Ecology of the California Ground Squirrel on grazing lands.* Am. Midl. Nat. 39: 513-596.

FRANK, F. 1962. *Zur Biologie des Berglemmings.* Z. Morph. Oekol. Tiere 51: 87-164.

GANDER, F. F. 1930. *Development of captive squirrels.* J. Mammal. 3: 315-317.

GAUNT, W. A. 1961*a*. *The development of the molar pattern of the golden hamster (Mesocricetus auratus W.) together with a re-assessment of the molar pattern of the mouse (Mus musculus).* Acta anat. 45: 219-251.

— 1961*b*. *The growth of the teeth and jaws in the golden hamster.* Acta anat. 47: 301-327.

GEWALT, W. 1952. *Beobachtungen über die Aufzucht von Eichhörnchen (Sciurus vulgaris) in der Gefangenschaft.* Zool. Gart. 19: 26-33.

GOODPASTER, W. W. and D. F. HOFFMEISTER. 1954. *Life history of the golden mouse, Peromyscus nuttalli in Kentucky.* J. Mammal. 36: 16-27.

GRAVES, A. P. 1945. *Development of the golden hamster Cricetus auratus Waterhouse during the first nine days.* Am. J. Anat. 77: 219-252.

GUIEYSSE-PELLISSIER, A. 1937. *Etude de la disjonction des paupières chez la jeune souris blanche.* Bull. Hist. appl. 14: 73-79.

HAMILTON, W. J. 1953. *Reproduction and young of the florida wood rat, Neotoma f. floridana.* J. Mammal. 34: 180-189.

— 1956. *The early development of the golden hamster (Cricetus auratus).* J. Anat. 90: 395-416.

HARMAN, M. and M. PRICKETT. 1931. *The development of the external form of the Guinea-pig (Cavia cobaya) between the ages of eleven days and twenty days of gestation.* Am. J. Anat. 49: 335-373.

— 1932. *The development of the external form of the Guinea-pig (Cavia cobaya) between the ages of 21 days and 35 days of gestation.* J. Morph. 54: 493-515.

HARMAN, M. D. and O. B. SAFFRY. 1934. *The skeletal development of the anterior limb of the Guinea-pig, Cavia cobaya Cuv., from the 25-day embryo to the 161-day postnatal Guinea-pig.* Am. J. Anat. 54: 315-331.

HATT, R. T. 1931. *Habits of a young flying Squirrel (Glaucomys volans).* J. Mammal. 12: 233-238.

— 1967. *La cérébralisation des Mammifères.* Traité Zool. T. XVI. Grassé, Paris. (i. Druck.)

SCHINZ, H. R. 1965. *Drei weitere Beispiele für Nestflüchter und Nesthocker.* Fortschr. Röntg. str. Nukl. med. 102: 212-213.

WEBER, R. 1950. *Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten.* Rev. suisse Zool. 57: 16-108.

ZUCKERMAN, S. 1952. *The breeding seasons of Mammals in captivity.* Proc. zool. Soc. Lond. 122: 827-950.

2. *Rodentia*

ADDISON, W. and H. HOW. 1921. *The development of the eyelids of the Albino Rat until the completion of disjunction.* Am. J. Anat. 29: 1-33.

ALCORN, J. R. 1940. *Life history notes on the piute Ground Squirrel.* J. Mammal. 21: 160-170.

ANGULO Y GONZALEZ, W. A. 1932. *The prenatal development of behavior in the Albino Rat.* J. comp. Neurol. 55: 395-432.

van ARSDEL, W. C. and H. H. HILLEMANN. 1951. *The ossification of the middle and internal ear of the golden hamster (Cricetus auratus).* Anat. Rec. 109: 673-689.

BARRINGTON, B. A. 1942. *Description of birth and young of the pocket gopher Geomys floridanus.* J. Mammal. 23: 428-430.

BEATTY, M. D. and H. H. HILLEMANN. 1950. *Osteogenesis in the golden hamster.* J. Mammal. 31: 121-134.

BELLMER, E. H. 1963. *The time of embryonic fusion of the malleus and incus of the guinea pig.* Am. Midl. Nat. 69: 426-434.

BEYERLEIN, L., H. H. HILLEMANN and C. van ARSDEL. 1951. *Ossification and calcification from postnatal day eight to the adult condition in the golden hamster.* Anat. Rec. 111: 49-61.

BLAIR, F. W. 1941. *Observations on the life history of Baiomys taylori subater.* J. Mammal. 22: 378-383.

BOYER, C. C. 1948. *Development of the golden hamster Cricetus auratus, with special reference to the major circulatory channels.* J. Morph. 82: 1-38.

— 1953. *Chronology of development for the golden hamster.* J. Morph. 92: 1-39.

BROWN, L. G. and L. E. YAEGER. 1945. *Fox Squirrels and Grey Squirrels in Illinois.* Bull. Ill. nat. Hist. Surv. Div. 23: 449-535.

BRUCE, H. M. and E. HINDLE. 1934. *The golden hamster Cricetus (Mesocricetus) auratus Waterhouse. Notes on its breeding and growth.* Proc. zool. Soc. Lond. 1934: 361.

CARLEY, M. H. 1966. *Annual cycle, population dynamics and adaptive behavior of Citellus tridecemlineatus.* J. Mammal. 47: 294-316.

CRAMBLET, H. M. and R. L. RIDENHOUR. 1956. *Parturition in Aplodontia (A. rufa, mountain beaver).* J. Mammal. 37: 87-90.

CULBERTSON, A. E. 1946. *Observations on the natural history of the fresno kangaroo Rat (Dipodomys nitratoides exilis).* J. Mammal. 27: 189-203.

DIETERLEN, F. 1961. *Beiträge zur Biologie der Stachelmaus.* Z. Säugetierk. 26: 1-13.

— 1963. *Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese der Stachelmaus (Acomys cahirinus) und Wanderratte (Rattus norvegicus). Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren.* Z. Säugetierk. 28: 193-227.

— 1965. *Von der Lebensweise und dem Verhalten der Felsenmaus, Apodemus mystacinus (Dandford und Alston 1877) nebst Beiträgen zur vergleichenden Ethologie der Gattung Apodemus.* Säugetierk. Mitt. 13: 152-161.

EAST, E. W. 1931. *An anatomical study of the initiation of movement in rat embryos.* Anat. Rec. Phil. 50: 201-219.

EDGE, E. R. 1931. *Seasonal activity and growth in the Douglas Ground Squirrel (Otospermophilus douglasii* RICH*).* J. Mammal. 12: 194-200.

EDWARDS, R. 1946. *Some notes on the life history of the Mexican Ground Squirrel in Texas.* J. Mammal. 27: 105-115.

HEDIGER, H. 1944. *Die Jugendentwicklung des Hamsters (Cricetus cricetus L.)* Ciba. Z. 93: 3327-3328.

— 1945. *Zur Biologie des Eichhörnchens (Sciurus vulgaris L.)* Rev. suisse Zool. 52: 361-370.

HENNEBERG, B. 1937. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wanderratte (Rattus norvegicus Exleben).* Fischer Jena.

Herter, K. und H. Rauch. 1956. *Haltung und Aufzucht chinesischer Zwerghamster.* Z. Säugetierk. 21: 161-171.

Ingles, L. G. 1941. *Natural history observations on the Audubon Cottontail.* J. Mammal. 22: 227-250.

Johnson, M. L. 1933. *The time and order of appearance of ossification centers in the albino mouse.* Am. J. Anat. 52: 241-271.

Koenig, L. 1960. *Das Aktionssystem des Siebenschläfers (Glis glis L.).* Z. Tierpsych. 17: 427-505.

Lackey, J. A. 1967. *Growth and development of Dipodomys stephensi.* J. Mammal. 48: 624-632.

Layne, J. N. 1954. *The biology of the Red Squirrel, Tamiasciurus hudsonicus (Bangs) in Central New York.* Ecol. Monogr. 24: 227-267.

Lejour, M.-J. 1965. *Etude Morphologique et Cytochimique de Développement du Palais Primaire chez le Rat (complétée par des observations chez le Lapin et l'Homme).* Arch. Biol. (Liège) 76: 97-168.

Liebermann, E. 1930. *Beobachtungen bei der Aufzucht junger Eichhörnchen.* Nat. Museum.

Linzey, D. W. and A. Linzey. 1967. *Growth and development of the golden mouse, Ochrotomys nuttalli nuttalli.* J. Mammal. 48: 445-458.

Löhle, B. 1913. *Die Bildung des Gaumens bei Cavia cobaya* (Fleischmann, A.: *Die Kopfregion der Amnioten*, Forts.). Morph. Jb. 46: 595-654.

Ludwig, E. 1957. *Embryologische Beobachtungen an den Harnorganen der Maus und des Goldhamsters.* Acta anat. 29: 1-19.

Mazak, V. 1962. *Zur Kenntnis der postnatalen Entwicklung der Rötelmaus, Clethrionomys glareolus Schreber 1780 (Mammalia, Microtidae).* Vest. ces. Spol. zool. (Acta Soc. zool. Bohem.) 26: 77-104.

— 1963. *Notes on the dentition in Clethrionomys glareolus Schreber 1780 in the course of postnatal life.* Säugetierk. Mitt. 11: 1-11.

Meyer, B. J. and R. K. Meyer. 1944. *Growth and reproduction of the cotton rat, Sigmodon hispidus hispidus, under laboratory conditions.* J. Mammal. 25: 107-129.

Mohr, E. 1952. *Die postnatale Gebiss-Entwicklung einiger Nagetiere.* Zool. Anz. 148: 193-199.

Otis, E. M. and R. Brent. 1954. *Equivalent ages in mouse and human embryos.* Anat. Rec. 120: 33-64.

Otis, W. 1927. *Breeding habits and early life of the thirteen-striped ground squirrel, Citellus tridecemlineatus (Mitchill).* J. Mammal. 8: 269-275.

Psenner, H. 1957. *Neues vom Murmeltier Marmota m. marmota (Linné 1758).* Säugetierk. Mitt. 5: 4-10.

— 1960. *Das Verhalten der Murmeltiere (Marmota m. marmota), insbesondere von Mutter und Jungen im Bau.* Säugetierk. Mitt. 8: 144-148.

Petri, C. 1935. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Skelettentwicklung der Säuger.* Vierteljschr. schweiz. naturf. Ges. 80: 157-240.

Poole, E. L. 1940. *A life history sketch of the allegheny wood rat.* J. Mammal. 21: 249-270.

Pournelle, G. H. 1952. *Reproduction and early post-natal development of the cotton mouse, Peromyscus gossypinus.* J. Mammal. 33: 1-20.

Rahm, U. 1969. *Zur Fortpflanzungsbiologie von Tachyoryctes ruandae (Rodentia, Rhizomyidae).* Rev. suisse Zool. 76: 695-702.

RICHARDSON, W. B. 1943. *Wood rats (Neotoma albigula): their growth and development.* J. Mammal. 24: 130-143.

ROTH, H. H. 1964. *Note on the early growth development of Hystrix africaeaustralis.* Z. Säugetierk. 29: 313-316.

SCOTT, J. P. 1937. *The embryology of the Guinea-pig.* Am. J. Anat. 60: 397-432.

SHADLE, A. 1930. *An unusual case of parturition in a Beaver.* J. Mammal. 11: 483-485.

SHORTEN, M. 1951. *Some aspects of the biology of the grey squirrel (Sciurus carolinensis) in Great Britain.* Proc. zool. Soc. Lond. 121: 427-458.

SOLLBERGER, D. E. 1943. *Notes on the breeding habits of the eastern flying squirrel (Glaucomys volans volans).* J. Mammal. 24: 163-173.

SOWLS, L. K. 1948. *The franklin ground squirrel, Citellus franklinii (Sabine) and its relationship to nesting ducks.* J. Mammal. 29: 113-137.

SPARK, C. and A. B. DAWSON. 1928. *The order and time of appearance of centers of ossification in the fore and hind limbs of the albino rat, with special reference to the possible influence of the sex factor.* Am. J. Anat. 41: 411-445.

STRONG, R. M. 1925. *The order, time and rate of ossification of the albino rat (Mus norvegicus albinus) skeleton.* Am. J. Anat. 26: 313-355.

STRUTHERS, P. H. 1927. *The prenatal skull of the Canadian porcupine (Erethizon dorsatus).* J. Morph. 44: 127-216.

SVIHLA, R. 1930. *Development of young red squirrels.* J. Mammal. 11: 79-80.

— 1931. *Life history of the Texas rice rat (Oryzomys palustris texensis).* J. Mammal. 12: 238-242.

TAPPE, D. T. 1941. *Natural history of the tulare kangaroo rat.* J. Mammal. 22: 117-148.

TORREY, T. W. 1943. *The development of the urinogenital system of the albino rat.* Am. J. Anat. 72: 113-148.

VÖLKER, O. 1922. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Ziesels (Spermophilus citellus).* Fischer Jena.

VOLCANEZKIJ, J. und A. FURSSAJEW. 1934. *Über die Ökologie von Citellus pygmaeus.* Z. Säugetierk. 9: 404-425.

WESSEL, M. 1967. *Untersuchungen zum Genitalzyklus der Hausmaus Mus musculus Linné 1758 und Entwurf einer Normentafel der Embryonalentwicklung.* Zool. Jb. Anat. 84: 375-424.

WRANGEL, H. VON. 1940. *Beiträge zur Biologie der Rötelmaus, Clethrionomys glareolus Schreb.* Z. Säugetierk. 14: 52-93.

WRIGHT, H. M., C. W. ASLING, H. L. DOUGHERTY, M. N. NELSON and H. M. EVANS. 1958. *Prenatal development of the skeleton in long-evans rat.* Anat. Rec. 130: 659-672.

3. *Insectivora*

ADAMS, L. E. 1903. *A contribution to our knowledge of the mole Talpa europaea.* Mem. Manch. Lit. Phil. Soc. 47: 1-39.

— 1909. *Some notes on the breeding habits of the common mole.* Mem. Proc. Manch. Lit. Phil. Soc. 54: 1-9.

ALTHAUS, P. 1937. *Zur Ontogenie des Centetes-Gebisses.* Med. dent. Diss., Bern.

ARLTON, A. V. 1936. *An ecological study of the Mole.* J. Mammal. 17: 349-371.

de BEER, G. 1929. *The development of the skull of the shrew.* Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 217: 411-482.

Blossom, P. M. 1932. *A pair of long-tailed shrews (Sorex cinereus cinereus) in captivity.* J. Mammal. 13: 136-143.

Broadbooks, H. E. 1952. *Nest and behavior of a short-tailed shrew, Cryptotis parva.* J. Mammal. 33: 241-243.

Conaway, C. H. 1958. *Maintenance, reproduction and growth of the least shrew in captivity (Cryptotis parva).* J. Mammal. 39: 507-512.

Eisenberg, J. and N. Meckenhirn. 1967. *The reproduction and rearing of tenrecoid insectivores in captivity.* Int. zool. Yb. 8: 106-110.

Fawcett, E. 1917. *The primordial cranium of Erinaceus europaeus.* J. Anat. 52: 211-250.

Findlay, G. H. 1944. *The development of the auditory ossicles in the elephant shrew, the tenrec and the golden mole.* Proc. zool. Soc. Lond. 114: 91-99.

Friant, M. 1957. *L'évolution du Cartilage de Meckel chez un Insectivore, la taupe (Talpa europaea L.).* C. R. Acad. Sci. Paris 245: 1836.

Godet, R. 1951. *Contribution à l'éthologie de la taupe.* Bull. Soc. zool. Fr. 76: 107-128.

Godfrey, G. 1956. *Reproduction of Talpa europaea in Suffolk.* J. Mammal. 37: 439-440.

Gould, E. and I. F. Eisenberg. 1966. *Notes on the biology of the Tenrecidae.* J. Mammal 47: 660-668.

Gupta, B. B. and H. L. Sharma. 1961. *Birth and early development of Indian hedgehogs.* J. Mammal. 42: 398-399.

Hamilton, W. J. 1929. *Breeding habits of the short-tailed shrew, Blarina brevicauda.* J. Mammal. 10: 125-134.

— 1944. *The biology of the little short-tailed shrew Cryptotis parva.* J. Mammal. 25: 1-7.

Herter, K. 1933. *Gefangenschaftsbeobachtungen an europäischen Igeln,* T.I. Zool. Jb. Syst. 65: 65-98. T.II: Z. Säugetierk. 8: 195-218.

— 1957. *Das Verhalten der Insektivoren.* Hdb. d. Zoologie, Kükenthal-Krumbach, 10/8.9. Lief., de Gruyter, Berlin.

Hisaw, F. L. 1923. *Observations on the burrowing habits of moles, Scalopus aquaticus machrinoides.* J. Mammal. 4: 79-88.

Hoesch, W. 1959*a*. *Elefantenspitzmäuse in Freiheit und in Gefangenschaft.* Natur. Volk. 89: 53-60.

— 1959*b*. *Zur Jungendentwicklung der Macroscelididae.* Bonn. zool. Beitr. 10: 263-265.

Honegger, R. E. und W. Noth. 1966. *Beobachtungen bei der Aufzucht von Igeltanreks Echinops telfairi Martin.* Zool. Beitr. 12: 191-218.

van der Horst, C. J. and J. Gillman. 1941. *The number of eggs and surviving embryos in Elephantulus.* Anat. Rec. 80: 443-452.

— 1947. *A humanlike embryo of Elephantulus.* Proc. zool. Soc. Lond. 117: 334-344.

— 1949. *Some natural experiments in the embryological development of Elephantulus.* Arch. Biol. 60: 25-38.

Jacobfeuerborn, H. 1908. *Die intrauterine Ausbildung der äusseren Körperform des Igels (Erinaceus europaeus L.) mit Berücksichtigung der Entwicklung der inneren Organe.* Z. wiss. Zool. 91: 382-420.

Kindahl, M. 1941*a*. *Die Entwicklung des Carpus und Tarsus bei Elephantulus myurus Johnstoni.* Z. mikr. anat. Forsch. Leipz. 50: 173-189.

— 1941*b*. *Untersuchung einiger Entwicklungsstadien der Hand und des Fusses von Erinaceus europaeus.* Z. mikr. anat. Forsch. Leipz. 50: 458-464.

— 1942*a*. *Einige Mitteilungen über die Entwicklung der Hand und des Fusses bei Talpa europaea L.* Z. mikr. anat. Forsch. Leipz. 52: 267-273.

BLOSSON P. M. 1942*b*. *Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Extremitätenskeletts bei Centetese caudatus und Ericulus setosus*. Z. mikr. anat. Forsch. Leipz. 51: 322-333.
— 1948. *The embryonic development of the hand and the foot of Eremitalpa (Chrysochloris) granti*. BROOM. C. R. Congr. int. Zool. Paris: 334-337. Acta Zool. Stockh. 30: 133-152.
KRISZAT, G. 1940. *Untersuchungen zur Sinnesphysiologie, Biologie und Umwelt des Maulwurfs (Talpa europaea L.)*. Z. Morph. Ökol. Tiere 36: 446-511.
KUHN, L. W., W. Q. WICK and W. R. PEDERSEN. 1966. *Breeding nests of Townsends' mole in Oregon (Scapanus townsendii, S. orarius)*. J. Mammal. 47: 239-249.
LEIMGRUBER, C. 1939. *Le crâne primordial d'un embryon de Centetes ecaudatus*. Biomorph. 1: 545-585.
MCKERROW, M. 1955. *The lactation cycle of Elephantulus myurus*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 238: 62-97.
MOHR, E. 1933. *Die postembryonale Entwicklung von Talpa europaea*. Vidensk. Medd. dansk. Naturh. Foren. 94: 249-272.
MORRIS, B. 1961. *Some observations on the breeding season of the hedgehog and the handling and rearing of the young*. Proc. zool. Soc. Lond. 136: 201-206.
MÜNTER, H. 1914. *Beschreibung der äusseren Körperform von Embryonen der Species Centetes ecaudatus nebst einem Beitrage zur Kenntnis der Igelstachelentwicklung*. Reise i. Ostafr. VOELTZKOW 4: 417-435.
PETTER, J. J. et A. PETTER-ROUSSEAUX. 1963. *Notes biologiques sur les Centecinae*. Terre Vie 110: 66-80.
ROUX, G. H. 1947. *The cranial development of certain ethiopian Insectivores and its bearing on the mutual affinities of the group*. Acta zool. 28: 165-393.
SCHÄRFENBERG, B. 1941. *Zur Biologie des Maulwurfs (Talpa europaea L.)*. Z. Säugetierk. 14: 272-277.
SHILITO, J. F. 1963*a*. *Field observations on the growth, reproduction and activity of a woodland population of the common shrew Sorex araneus L*. Proc. zool. Soc. Lond. 140: 90-114.
— 1963*b*. *Field observations on the water shrew (Neomys fodiens). Observations on the range and movements of a woodland population of the common shrew Sorex araneus*. Proc. zool. Soc. Lond. 140: 320-322, 533-546.
SIMPSON, S. E. 1923. *The nest and young of the star-nosed mole (Condylura cristata)*. J. Mammal. 4: 167-170.
STEIN, G. H. W. 1950. *Zur Biologie des Maulwurfs, Talpa europaea L*. Bonn. zool. Beitr. 1: 97-116.
WAHLSTRÖM, A. 1929. *Beiträge zur Biologie von Crocidura leucodon (Herm.)*. Z. Säugetierk. 4: 157-185.
ZIPPELIUS, H.-M. 1958. *Zur Jugendentwicklung der Waldspitzmaus Sorex araneus*. Bonn. zool. Beitr. 9: 120-129.

4. *Chiroptera*

DALQUEST, W. W. 1947. *Notes on the natural history of the bat Corynorhinus rafinesquei in California*. J. Mammal. 28: 17-30.
DITTRICH, L. 1958. *Haltung und Aufzucht von Nyctalus noctula*. Schreb. Z. Säugetierk. 23: 99-107.

EISENTRAUT, M. 1936. *Die Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse*. Z. Morph. Ökol. Tiere 31: 27-63.

— 1937. *Die Wirkung niedriger Temperaturen auf die Embryonalentwicklung bei Fledermäusen*. Biol. Zbl. 57: 59-74.

FAWCETT, A. 1919. *The primordial cranium of Miniopterus Schreibersi at the 17 millimetre total length stage*. J. Anat. Phys. 53.

FRICK, H. 1954. *Die Entwicklung und Morphologie des Chondrokraniums von Myotis* KAUP. Thieme, Stuttgart.

HILL, J. P. and R. H. BURNE. 1922. *The fetal membranes and placentation of Chiromys madagascariensis (with an appendix on the external characters of the foetus by* R. I. POCOCK). Proc. zool. Soc. Lond.: 1145-1170.

IVANOV, K. P. 1961. *Physiological pecularities of thermoregulation in bats*. Bull. exp. Biol. Med. 51: 400-403.

JONES, C. 1967. *Growth, development and wing loading in the evening bat (Nycticeius humeralis Rafinesque)*. J. Mammal. 48: 1-19.

JONES, T. S. 1945. *Unusual state of birth of a bat*. Nature Lond. 156: 365.

KEIBEL, F. 1922. *Zur Entwicklungsgeschichte einer Grossfledermaus (Cynopterus marginatus)*. Arch. mikr. Anat. 96: 528.

KOIKE, K. 1924. *Die Herausbildung der äusseren Körperform und der Entwicklungsgrad der Organe bei einer javanischen Kleinfledermaus (Scotophilus temminckii)*. Z. Anat. Entwgesch. 72: 510-544.

KULZER, E. 1962. *Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldoggfledermaus Tadarida (Myops) condylura (A. Smith 1833) (Molossidae)*. Säugetierk. Mitt. 9: 116-124.

KUMMERLÖWE, H. 1929. *Plecotus auritus L. in der Gefangenschaft*. Zool. Gart. 2: 106-113.

MOGHE, M. A. 1951. *Development and placentation of the indian fruit bat, Pteropus giganteus giganteus (Brünnich)*. Proc. zool. Soc. Lond. 121: 703-720.

MOHR, E. 1932. *Haltung und Aufzucht des Abendseglers (Nyctalus noctula Schreb)*. Zool. Gart. 5: 106-120.

PEARSON, O. P. 1952. *Reproduction of the lump-nosed bat (Corynorhinus rafinesquei) in California*. J. Mammal. 33: 273-320.

RUSSELL, E. 1962. *Notes on Choeronyterus mexicana*. J. Mammal. 43: 101f.

SCHNEIDER, R. 1957. *Morphologische Untersuchungen am Gehirn der Chiroptera*. Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 495: 1-92.

SHERMAN, H. B. 1930. *Birth of the young of Myotis austroriparius*. J. Mammal. 11: 495-503.

SITT, W. 1943. *Zur Morphologie des Primordialcraniums und des Osteocraniums eines Embryos von Rhinolophus rouxii von 15 mm SST*. Morph. Jb. 88: 268-342.

SPILLMANN, F. 1925. *Beiträge zur Kenntnis des Fluges der Fledermäuse und der ontogenetischen Entwicklung ihrer Flugapparate*. Acta zool. 6: 1-4.

STARCK, D. 1942. *Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Chiropterencraniums. Das Chondrocranium von Pteropus seminudus*. Z. Anat. EntwGesch. 112: 588-633.

— 1952. *Form und Formbildung der Schädelbasis der Chiropteren*. Verh. anat. Ges. Jena 50: 114-121.

WHITNEY, E. G. 1951. *The development of the carpal bones in the bat*. J. Morph. 89: 409-422.

WIMSATT, W. A. 1945. *Notes on breeding behavior, pregnancy and parturition in some vespertilionid bats of the eastern United States*. J. Mammal. 26: 23-33.

WIMSATT, W. A. 1960. *An analysis of parturition in Chiroptera, including new observations on Myotis lucifugus*. J. Mammal. 41: 183-200.

5. *Xenarthra*

ARDOIN, P. 1937. *La chaîne des osselets de l'ouïe chez le Tatou (Dasypus sexcinctus)*. Arch. Anat. Hist. Embr. 23: 235-248.

de BEAUX, O. 1930. *Studi sui neonati dei Mamiferi. I. Neonato di Bradypus tridactylus L.* Arch. zool. ital. 14: 35-82.

BOEKER, H. 1932. *Beobachtungen und Untersuchungen an Säugetieren während einer biologisch-anatomischen Forschungsreise nach Brasilien*. Morph. Jb. 70: 1-66.

COOPER, Z. K. 1930. *A histological study of the integument of the armadillo, Tatusia novemcincta*. Am. J. Anat. 45: 1-37.

ENCKE, W. 1965. *Aufzucht von Borstengürteltieren, Chaetophractus villosus*. Zool. Gart. 31: 88-90.

ENDERS, A. C. 1966. *The reproductive cycle of the Nine-banded Armadillo (Dasypus novemcinctus)*. Symp. Zool. Soc. Lond. 15: 295-310.

FAWCETT, E. 1921. *The primordial cranium of Tatusia novemcincta as determined by sections and models of the embryos of 12 mm and 17 mm C. R. length*. J. Anat. Lond. 55: 187-217.

FERNANDEZ, M. 1909. *Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere. 1. Zur Keimblätterinversion und spezifischen Polyembryonie der Mulita (Tatusia hybrida)*. Gegenb. Morph. Jb. 39: 302-334.

— 1915. *Über einige Entwicklungsstadien des Peludo (Dasypus villosus) und ihre Beziehung zum Problem der spezifischen Polyembryonie des Genus Tatusia*. Anat. Anz. 48: 305-327.

FITCH, H. W. and C. NEWMAN. 1952. *The armadillo in the southeastern United States (Dasypus novemcinctus)*. J. Mammal. 33: 21-37.

HAMLETT, G. W. D. 1932. *The reproductive cycle in the Armadillo*. Z. wiss. Zool. 141: 143-157.

HERBIG-SANDREUTER, A. 1964. *Neue Beobachtungen am venezolanischen Dreizehenfaultier, Bradypus infuscatus flaccidus Gray 1849*. Acta trop. 21: 97-113.

HEUSER, C. H. and G. B. WISLOCKI. 1935. *Early development of the sloth (Bradypus griseus) and its similiarity to that of man*. Publ. Carn. Inst. Wash. Nr. 459: 1-13.

KÜHN, E. 1952. *Zum Wachstum männlicher Borstengürteltiere (Chaetophractus villosus Fisch)*. Zool. Gart. 20: 82-85.

LUBOSCH, W. 1908. *Das Kiefergelenk der Edentaten und Marsupialier*. Zool. Forsch. reisen Austr. 4: 521-555.

MARTIN, B. E. 1916. *Tooth development in Dasypus novemcinctus*. J. Morph. 27: 647-691.

NEWFANG, D. M. 1967. *Sex differentiation in the nine-banded armadillo (Dasypus novemcinctus)*. J. Morph. 81: 283-315.

NEWMAN, H. H. and J. T. PATTERSON. 1910. *The development of the nine-banded armadillo, from the primitive streak to birth, with especial reference to the question of specific polyembryony*. J. Morph. 21: 359-423.

PARKER, W. K. 1885. *On the structure and development of the skull in the Mammalia. Part II. Edentata*. Phil. Trans. R. S. 176: 1-119.

Reinbach, W. 1952. *Zur Entwicklung des Primordialcraniums von Dasypus novemcinctus.* Z. Morph. Anthrop. 44: 375-444.

— 1953. *Zur Entwicklung des Primordialcraniums von Dasypus novemcinctus II.* Z. Morph. Anthr. 45: 1-72.

Schneider, R. 1955. *Zur Entwicklung des Chondrocraniums von Bradypus.* Gegenb. Morph. Jb. 95: 209-301.

Taber, F. W. 1945. *Contribution on the life history and ecology of the nine-banded armadillo.* J. Mammal. 26: 211-226.

Ursing, R. 1932. *Über Entwicklung und Bau der Hand- und des Fuss-Skeletts bei Bradypus tridactylus.* Acta Univ. Lund. 28: 1-108.

Wislocki, G. B. 1927. *On the placentation of the tridactyl slooth (Bradypus griseus) with a description of the characters of the fetus.* Contr. Embr. Carn. Inst. 19: 211-228.

6. *Pholidota*

Huisman, F. J. und D. de Lange. 1937. *Tabellarische Übersichten der Entwicklung von Manis javanica Desm.; Ontogenese der Wirbeltiere in Übersichten.* Inst. int. Embryol. Utrecht. Verl. Ooshoek.

Lang, E. 1956. *Über das Steppenschuppentier (Manis temminckii).* Zool. Gart. 21: 225-230.

Starck, D. 1940. *Über die rudimentären Zahnanlagen und einige weitere Besonderheiten der Mundhöhle von Manis javanica.* Anat. Anz. 89: 305-315.

— 1941. *Zur Morphologie des Primordialcraniums von Manis javanica.* Morph. Jb. 86: 1-122.

Tims, M. 1908. *Tooth-vestiges and associated mouth-parts in the Manidae.* J. Anat. Phys. 42: 375-387.

7. *Lagomorpha*

Aldous, C. M. 1937. *Notes on the life history of the snowshoe hare (Lepus americanus).* J. Mammal. 18: 46-57.

Appelton, A. B. 1929. *The relation between the rate of growth and the rate of ossification in the foetus of the rabbit.* C. R. Ass. Anat. 24: 3-25.

de Beer, G. R. and J. H. Woodger. 1930. *The early development of the skull of the rabbit.* Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 218: 373-414.

Dice, L. R. 1929. *An attempt to breed cottontail rabbits in captivity.* J. Mammal. 10: 225-229.

Flux, J. 1967. *Reproduction and body weights of the hare Lepus europaeus Pallas in New Zealand.* N. Z. J. Sci. 10: 357-401.

Friant, M. 1955. *Les premiers stades de développement des fosses nasales et de la bouche chez le lapin.* Vierteljschr. naturf. Ges. Zürich 100: 206-211.

Frick, H. und U. Heckmann. 1955. *Ein Beitrag zur Morphogenese des Kaninchenschädels.* Acta anat. 24: 268-314.

Gätzi, V. 1969. *Ossifikation der Extremitäten des Kaninchens (Oryctolagus cuniculus).* Rev. suisse Zool. 76: 383-386.

Grange, W. B. 1932. *Observations on the snowshoe hare, Lepus americanus phaenotus Allen.* J. Mammal. 13: 1-19.

Gregory, P. W. 1930. *Development of the rabbit embryo.* Contr. Embr. Carn. Inst. Wash. Bd. 21 Nr. 407: 141-168.

Haga, R. 1960. *Observations on the ecology of the japanese pika (Ochotona hyperborea yesoensis).* J. Mammal. 41: 200-212.

Hoyte, D. A. N. 1961. *The postnatal growth of the ear capsule in the rabbit.* Am. J. Anat. 108: 1-16.

Minot, C. S. und E. Taylor. 1905. *Normentafeln zur Entwicklung der Wirbeltiere: Kaninchen.* Fischer, Jena.

Myers, K. and W. E. Poole. 1962. *A study of the biology of the wild rabbit, Oryctolagus cuniculus L. in confines populations.* Austr. J. Zool. 10: 225-268.

Nachtsheim, H. 1935. *Das Leporidenproblem.* Z. Zücht. Zücht. biol. 33: 293-430.

Orr, R. T. 1942. *Observations on the growth of young brush rabbits.* J. Mammal. 23: 298-302.

Petri, C. 1935. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Skelettentwicklung der Säuger.* V. j. schr. Schw. Naturf. Ges. 80: 157-240.

Rosahn, P. D. H., H. S. N. Green and Ch'uan-K'ueihu. 1953. *Observations on the gestation period of the rabbit.* J. exp. Zool. 72: 195-212.

Schwartz, C. W. 1942. *Breeding season of the cottontail in central Missouri (Sylvilagus floridanus mearnsi Allen).* J. Mammal. 23: 1-16.

Stephens, M. N. 1952. *Seasonal observations on the wild rabbit (Oryctolagus cuniculus cuniculus L.) in West Wales.* Proc. zool. Soc. Lond. 122: 417-434.

Toivonen, S. 1947. *Über die Entwicklung der Vor- und Urniere beim Kaninchen.* Ann. Acad. Sci. fenn. Biol. 8: 1-27.

Voit, M. 1909. *Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen.* Anat. Hefte. 38: 425-616.

Waterman, A. J. 1943. *Studies of normal development of the New Zealand white strain of rabbit. 1 Oogenesis, 2 external morphology of the embryo.* Am. J. Anat. Phil. 473-515.

8. *Primates*

Altner, G. 1968. *Histologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen zur Ontogenie und Phylogenie des Handskeletts von Tupaia glis (Diard 1820) und Microcebus murinus (J. F. Miller 1777).* Inaug. Diss. Giessen.

Babor, J. F. und Z. Frankenberger. 1930. *Studien zur Naturgeschichte des Gorillas I.* Biol. Gen. Wien 6: 553-632.

— 1931. *Studien zur Naturgeschichte des Gorillas II.* Biol. Gen. Wien 7: 367-406.

Bähler, H. 1938. *Das Primordialcranium des Halbaffen Microcebus murinus.* Diss. Bern.

Bolk, L. 1911. *Zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Lippen.* Anat. Helfte. 44: 227-272.

— 1926. *Vergleichende Untersuchungen an einem Fetus eines Gorillas und eines Schimpansen.* Z. Anat. Entwgesch. 81: 1-89.

Bowden, D., P. Winter and D. Ploog. 1967. *Pregnancy and delivery behavior in the squirrel monkey (Saimiri sciureus) and other primates.* Folia primat. 5: 1-42.

Butler, H. 1960. *Some notes on the breeding cycle of the Senegal-Galago.* Proc. zool. Soc. Lond. 135: 423-430.

Carpenter, C. R. 1935. *Behavior of the Red Spider Monkey (Ateles geoffreyi) in Panama.* J. Mammal. 16: 171-180.

— 1940. *A field study in Siam of the behavior and social relations of the gibbon (Hylobates lar).* Comp. Psychol. Monogr. 16: 1-212.

Clark, W. E. Le Gros. 1924. *Notes on the living Tarsier (Tarsius spectrum).* Proc. zool. Soc. Lond. 94: 217-223.

Curgy, J. J. 1965. *Apparition et soudure des points d'ossification des membres dans la série des Mammifères.* Mem. Mus. Hist. Nat. A. Zoo. 32: 173-307.

Deniker, J. 1886. *Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes. Fœtus de Gorille et de Gibbon comparés aux anthropoïdes jeunes et adultes.* Thèse Paris.

De Vore, I. 1963. *Mother-infant relations in free-ranging Baboons.* Matern. behavior in Mammals: 305-335. Rheingold, New York, London.

Duckworth, W. L. H. 1904. *Description of a foetus of Gorilla savagei.* Studies Anthr. Lab. Anat. School. Cambr.: 11-18.

Eloff, F. C. 1951. *On the organ of Jacobson and the nasal floor cartilages in the chondrocranium of Galago senegalensis.* Proc. zool. Soc. Lond. 121: 651-655.

Fiedler, W. 1956. *Übersicht über das System der Primates.* Primatologia 1: 1-252. Karger, Basel.

Fitzgerald, A. 1935. *Rearing marmosets in captivity.* J. Mammal. 16: 181-191.

Frederic, J. 1905. *Untersuchungen über die Sinushaare der Affen.* Z. Morph. Anthrop. 8: 239-275.

Frei, H. 1938. *Das Primordialcranium eines Fetus von Avahis laniger.* Diss. Bern.

Frets, G. P. 1912. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Ontogenie der Nase der Primaten. I. Beobachtungen und Bemerkungen zur Entwicklung der Nase bei einigen catarrhinen Affen, Säugern und dem Menschen.* Morph. Jb. 44: 409-463.

— 1914. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Embryologie der Nase der Primaten. III. Die Regio ethmoidalis des Primordialcraniums mit Deckknochen von einigen Catarrhinen, Prosimiae und dem Menschen.* Morph. Jb. 48: 239-279.

Gavan, J. A. 1953. *Growth and development of the Chimpanzee.* Hum. Biol. 25: 93-143.

Goodall, J. 1965. *Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve.* Primate Behavior: 425-473.

Grüner, M. and P. Krause. 1963. *Biologische Beobachtungen an Weisspinseläffchen, Hapale jacchus (L. 1758) im Berliner Tierpark.* Zool. Gart. 28: 108-114.

Haddow, A. J. 1952. *Field and laboratory studies on an african monkey, Cercopithecus ascanius schmidti Matschie.* Proc. zool. Soc. Lond. 122: 297-394.

Hall, K. R. L., R. C. Boeklins and M. J. Goswell. 1965. *Behaviour of patas Monkeys, Erythrocebus patas, in captivity, with notes on the natural habitat.* Folia primat. 3: 22-49.

Hall, K. R. L. and I. de Vore. 1965. *Baboon social behaviour.* Primate Behaviour: 53-110.

Hampton, J. K., S. Hampton and B. T. Landwehr. 1966. *Observations on a successful breeding colony of the marmoset, Oedipomidas oedipus.* Folia primat. 4: 265-287.

Harlow, H. F., M. K. Harlow and E. W. Handsen. 1963. *The maternal affectional system of Rhesus monkeys.* Maternal behavior in Mammals: 254-281. Rheingold, New York.

HARMS, J. W. 1956. *Fortpflanzungsbiologie*. Primatologia 1: 661-715.

HEDIGER, H. und F. ZWEIFEL. 1962. *Primatenethologische Schnappschüsse aus dem Zürcher Zoo*. Biblioth. primat. 1: 252-276.

HENCKEL, K. O. 1927. *Zur Entwicklungsgeschichte des Halbaffenschädels*. Z. Morph. Anthr. 26: 365-383.

— 1928*a*. *Das Primordialcranium von Tupaia und der Ursprung der Primaten*. Z. Anat. Entwgesch. 86: 204-227.

— 1928*b*. *Studien über das Primordialkranium und die Stammesgeschichte der Primaten*. Gegenb. morph. Jb. 59: 105-178.

— 1929. *Beiträge zur Entwicklung der Primatenhand. I. Zur Entwicklung der Makakenhand*. Gegenb. morph. Jb. 61: 43-48.

— 1930. *Zur Entwicklungsgeschichte des Fuss-Skeletts von Tarsius spectrum*. L. Gegenb. morph. Jb. 64: 636-650.

HEUSER, C. H. and C. GILBERT. 1954. *Studies on the development of the Baboon (Papio ursinus). A description of two presomite and two late somite stage embryos)*. Contr. Embryol. Carn. Inst. 35: 11-54.

HEUSER, H. and G. L. STREETER. 1941. *Development of the Macaque embryo*. Contr. Embryol. Carn. Inst. 29: Nr. 181, 15-55.

HILL, C. A. 1967. *A note on the gestation period of the siamang Hylobates syndactylus*. Int. zool. Yb. 7: 93-94.

HILL, W. C. O. 1937. *The prenatal development of the Grey Langur, Semnopithecus priam thersites*. Spolia zeylan. 20: 211-251.

HINES, M. and E. P. BOYNTON. 1940. *The maturation of „excitability" in the precentral gyrus of the young monkey (Macaca mulatta)*. Contr. Embr. Carn. Inst. 28: 309-451.

HOFER, H., A. H. SCHULTZ und D. STARCK. 1956. *Primatologia*. Karger, Basel.

— 1960. *Studien zum Problem des Gestaltwandels des Schädels der Säugetiere, insbesondere der Primaten. I. Die medianen Krümmungen des Schädels und ihre Erfassung nach der Methode von Landzert*. Z. Morph. Anthr. 50: 299-316.

— und W. B. SPATZ. 1963. *Studien zum Problem des Gestaltwandels des Schädels der Säugetiere, insbesondere der Primaten. III. Über die Kyphosen fetaler und neonater Primatenschädel*. Z. Morph. Anthrop. 53: 29-52.

HUBRECHT, A. A. W. und F. KEIBEL. 1907. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Koboldmaki (Tarsius spectrum) und der Plumplori (Nycticebus tardigradus). Normentafeln zur Entwicklung der Wirbeltiere*. Verlag Fischer, Jena.

JAY, Ph. 1963. *Mother-infant relations in Langurs. Maternal behavior in Mammals*: 282-304. Rheingold, New York, London.

KEIBEL, F. 1906. *Die äussere Körperform und der Entwicklungsgrad der Organe bei Affenembryonen. Menschenaffen, Studien über Entwicklung und Schädelbau*. 9. Aufl. pp. 549-617.

KINDAHL, M. 1957. *On the development of the tooth in Tupaia javanica*. Ark. Zool. 10: 463-479.

KOBLICK, H. 1929. *Beiträge zur Entwicklung der Primatenhand. II. Zur Entwicklung der Hand von Lemur catta*. Gegenb. Morph. Jb. 61: 452-456.

KOLAR, K. 1965. *Einige Mitteilungen über Fortpflanzung und Jugendentwicklung von Galago senegalensis in Gefangenschaft*. Zool. Gart. 31: 8-11.

de LANGE, D. und H. F. NIERSTRASZ. 1932. *Tabellarische bersicht der Entwicklung von Tupaia javanica Horsf. Ontogenese der Wirbeltiere in Übersicht.* Ooesthoek, Utrecht.

LEWIS, W. H. and C. G. HARMAN. 1933. *Early cleavage stages of the egg of the monkey (Macacus rhesus).* Contr. Embryol. 24: 187-201.

LINDEMANN, W. 1955. *Über die Jugendentwicklung beim Luchs (Lynx L. Lynx Kerr) und bei der Wildkatze (Felis S. Silvestris Schreb).* Behaviour 8: 1-45.

LOWTHER, F. de. 1940. *A study of the activities of a pair of Galago senegalensis moholi in captivity, including the birth and post-natal development of twins.* Zoologica N.Y. 25: 433-462.

LUCAS, N. S., E. M. HUME and H. H. SMITH. 1927. *On the breeding of the common marmoset (Hapale jacchus L.) in captivity when irridiated with ultraviolet rays.* Proc. zool. Soc. Lond. 447-451.

— 1937. *The breeding of the common marmoset in captivity.* Proc. zool. Soc. Lond. 107: 205-211.

MARTIN, R. D. 1968. *Reproduction and ontogeny in tree-shrews (Tupaia belangeri) with reference to their general behaviour and taxonomic relationships.* Z. Tierpsych. 25: 409-495.

NAPIER, J. R. and P. H. NAPIER. 1967. *A Handbook of living Primates. Morphology, ecology and behaviour of nonhuman Primates.* Acad. Press, London.

OLIVIER, G. et H. PINEAU. 1958. *Croissance prénatale comparée du Macaque et de l'homme.* C. R. Acad. Sci. Paris 246: 1292-1294.

PETER, K. 1933. *Über Haltung und Zucht des Zwerggalagos (Galago zanzibaricus).* Zool. Gart. 6: 165-173.

PETTER, J.-J. 1964. *Recherches sur l'écologie et l'éthologie des Lémuriens malgaches.* Thèse Paris.

— 1965. *The Lemurs of Madagascar.* Primate Behavior: 292-323.

PETTER-ROUSSEAUX, A. 1962. *Recherches sur la biologie de la reproduction des primates inférieurs.* Thèse Paris.

RAHM, U. und U. RAHM. 1963. *Beobachtungen an einem in Gefangenschaft geborenen Berggorilla.* Z. Morph. Anthrop. 53: 62-64.

RAMASWAMI, L. S. 1957. *The development of the skull in the slender loris Loris tardigradus lydekkeranus Cabr.* Acta zool. 38: 27-68.

REINHARD, W. 1958. *Das Cranium eines 33 mm langen Embryos des Mantelpavians Papio hamadryas. L.* Z. Anat. 120: 427-455.

RICKENMANN, E. 1957. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie insbesondere des Beckens bei Catarrhinen.* Acta anat. Suppl. 27: 3-118.

RIOPELLE, A. J. 1963. *Growth and behavioural changes in chimpanzees.* Z. Morph. Anthrop. 53: 53-61.

RUDOLPHI, A. 1828. *Über den Embryo der Affen und einiger anderer Säugetiere.* Abh. Akad. Wiss. Phys. Kl. Berlin: 35-42.

SAUER, E. G. F. and E. M. SAUER. 1963. *The South-West African bush baby of the Galago senegalensis group.* J. S. W. Afr. sci. Soc. 16: 5-35.

— 1967. *Mother-infant relationship in Galagos and the oral child-transport among Primates.* Folia primat. 7: 127-149.

— 1968/69. *Primaten, die ihre Säuglinge im Munde transportieren.* J. SWA Wiss. Ges. Windhoek 23: 91-100.

SCHALLER, G. B. 1965. *The behavior of the mountain gorilla (Gorilla gorilla beringsei).* Primate Behavior: 324-367, 474-485.

SCHENKEL, R. 1960. *Le gorille est-il nidifuge ou nidicole.* Goma 2. Geigy, Bâle.
— 1964. *Zur Ontogenese des Verhaltens bei Gorilla und Mensch.* Z. Morph. Anthrop. 54: 233-259.

SCHLOTT, M. 1956. *Notizen zur Kenntnis der Jugendentwicklung von Cercopithecus callitrichus Is. Geoffr.* Zool. Gart. 21: 270-274.

SCHULTZ, A. H. 1921. *Fetuses of the Guaiana Howling Monkey.* Zoologica N.Y. 3: 243-262.
— 1923. *Bregmatic fontanelle bones in Mammals.* J. Mammal. 4: 65-77.
— 1924. *Observations on Colobus Fetuses.* Bull. Am. Mus. nat. Hist. 49: 443-457.
— 1925. *Embryological evidence of the evolution of man.* J. Wash. Acad. Sci. 15: 247-263.
— 1933. *Chimpanzee fetuses.* Am. U. Phys. Anthrop. Phil. 18: 61-79.
— 1937. *Fetal growth and development of the Rhesus Monkey.* Contr. Embryol. Carn. Inst. Nr. 155: 71-98.
— 1940. *Growth and development of the chimpanzee.* Carn. Inst. Contr. Embryol. 28: 1-63.
— 1941. *Growth and development of the orang-utan.* Contr. Embryol. Carn. Inst. 29: 57-110.
— 1942. *Growth and development of the proboscis monkey.* Bull. Mus. comp. Zool. 89: 279-314.
— 1948. *The number of young at a birth and the number of nipples in primates.* Am. J. phys. Anthrop. 6: 1-24.
— 1949. *Ontogenetic specializations of man.* Arch. Jul. Klaus-Stiftung 24: 127-216.
— 1968. *The recent hominoid Primates. Perspectives on human evolution:* 122-195. Editeur Washburn & Jay.

SCHWALBE, G. 1911. *Über die Richtung der Haare bei den Affenembryonen. Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere* 15: Menschenaffen. Kreidels, Wiesbaden.

SELENKA, E. 1892. *Affen Ostindiens. Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere* 5. Kreidels, Wiesbaden.
— 1899. *Entwicklung des Gibbon. Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere* 7. Kreidels, Wiesbaden.
— 1902. (Herausgeber KEIBEL, F.). *Zur vergleichenden Keimesgeschichte der Primaten.* Kreidels, Wiesbaden.

SPATZ, W. B. 1964. *Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese des Cranium von Tupaia glis* DIARD *1820.* Morph. Jb. 106: 321-416.
— 1967. *Die Ontogenese der Cartilago Meckeli und der Symphysis mandibularis bei Tupaia glis* DIARD *1820. Die distale Verknöcherung des Meckelschen Knorpels als funktionelle Anpassung an den Saugakt.* Folia primatol. 6: 180-203.

SPRANKEL, H. 1959. *Fortpflanzung von Tupaia glis* DIARD *1820 (Tupaiidae, Prosimiae) in Gefangenschaft.* Naturwissenschaften. 46: 338.
— 1960. *Zucht von Tupaia glis* DIARD *1820 (Tupaiidae, Prosimiae) in Gefangenschaft.* Naturwissenschaften. 47: 213-215.
— 1961. *Über Verhaltensweisen und Zucht von Tupaia glis* DIARD *1820 in Gefangenschaft.* Z. wiss. Zool. 165: 186-220.
— 1965. *Untersuchungen an Tarsius. I. Morphologie des Schwanzes nebst ethologischen Bemerkungen.* Folia primat. 3: 153-188.

Starck, D. 1953. *Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugetierschädels.* Z. wiss. Zool. 157: 169-219.

— 1960. *Das Cranium eines Schimpansenfetus (Pan troglodytes Blumenbach 1799) von 71 mm SST nebst Bemerkungen über die Körperform von Schimpansenfeten. (Ein Beitrag zur Kenntnis des Primatencraniums II.)* Morph. Jb. 100: 559-647.

— 1962*a*. *Das Cranium von Propithecus sp. (Prosimiae, Lemuriformes, Indriidae) (Beiträge zur Kenntnis des Primaten-Craniums III).* Bibl. primatol. 1: 163-196.

— 1962*b*. *Der heutige Stand des Fetalisationsproblems.* Parey, Hamburg.

Steiner, H. 1949. *Beobachtungen über das brutbiologische Verhalten des Gibbons und an einem frühgeborenen Fötus bei einer Bastardzucht von Hylobates.* Arch. Klaus-Stift. Vererb. Forsch. 24: 217-236.

Swindler, D. R., T. W. Jenkins and A. W. Weiss. 1968. *Fetal growth and development. Biology of the howler Monkey (Alouatta caraya).* Bibl. primatol. 7: 28-47.

Toldt, K. 1913. *Über Hautzeichnung bei dichtbehaarten Säugetieren, insbesondere bei Primaten.* Zool. Jb. Abt. Syst. 35: 271-348.

— 1914. *Über den Wert der äusserlichen Untersuchung vorgeschrittener Entwicklungsstadien von Säugetieren.* Verh. zool.-bot. Ges. Wien 64: 176-209.

Trinchese, S. 1870. *Descrizione di un feto di Orang-Utan.* Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova 1: 9-46.

Wachnitz, L. 1939. *Vorübergehender epithelialer Nasenverschluss bei Säugerembryonen.* Acta biol. Latvica 9: 25-68.

Wagenen, G. van and C. W. Asling. 1958. *Roentgenographic estimation of bone age in the Rhesus Monkey (Macaca mulatta).* Am. J. Anat. 103: 163-185.

— 1964. *Ossification in the fetal Monkey (Macaca mulatta). Estimation of age and progress of gestation by roentgenography.* Am. J. Anat. 114: 107-132.

Wiedersheim, R. 1901. *Beiträge zur Kenntnis der äusseren Nase von Semnopithecus nasicus.* Z. Morph. Anthrop. 8: 300-350.

9. *Homo sapiens*

Anson, B., T. Bast and S. Richany. 1955*a*. *The fetal development of the tympanic ring and related structures in man.* Q. Bull. N.Y. Univ. Med. School 29: 21-36.

— 1955*b*. *The fetal and early postnatal development of the tympanic ring and related structures in man.* Ann. Otol. Rhinol. Lar. 64: 802-823.

Anson, B. J., J. R. Hanson und S. F. Richany. 1960. *Gehörknöchelchen-Entwicklung beim Menschen.* Ann. Otol. Rhinol. Lar. 69: 427-447.

Ask, F. 1908. *Über die Entwicklung der Lidränder, der Tränenkarunkel und der Nickhaut beim Menschen.* Anat. Hefte 36: 191-279.

Bast, T. H. 1930. *Ossification of the otic capsule in human fetuses.* Carn. Inst. Wash. 21: Nr. 407, 53-82.

— B. J. Anson and S. F. Richany. 1956. *The development of the second branchial arch (Reicherts Cartilage), facial canal and associated structures in man* Q. Bull. North. Univ. Med. School. 30: 235-249.

BLECHSCHMIDT, E. 1960. *Die vorgeburtlichen Entwicklungsstadien des Menschen.* Karger, Basel.

— 1963. *Der menschliche Embryo.* Schattauer, Stuttgart.

BOLK, L. 1911. *Zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Lippen.* Anat. Hefte 44: 227-272.

BOSSY, J. et L. GAILLARD. 1963. *Les vestiges ligamentaires du cartilage de Meckel.* Acta anat. 52: 282-290.

FAWCETT, E. 1910. *Description of a reconstruction of the head of a thirty-millimetre embryo of man.* J. Anat. Phys. 44: 303-311.

FELBER, P. 1916. *Anlage und Entwicklung des Maxillare und Praemaxillare beim Menschen.* Morph. Jb. 50: 451-499.

GROSSER, O. und R. ORTMANN. 1966. *Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Springer, Berlin.

HANSON, J. R., B. J. ANSON and E. M. STRICKLAND. 1962. *Branchial sources of the auditory ossicles in man: II. Observations of embryonic stages from 7 to 28 mm.* Arch. otolar. 76: 200-215.

HASSE, C. 1905. *Die Speichelwege und die ersten Wege der Ernährung und der Atmung bei dem Säugling und im späteren Alter.* Arch. Anat. 1: 321-332.

HASSELWANDER, A. 1903. *Untersuchungen über die Ossifikation des menschlichen Fuss-Skeletts.* Z. Morph. Anthrop. 5: 438-508.

HESSER, C. 1926. *Beitrag zur Kenntnis der Gelenkentwicklung beim Menschen.* Gegenb. Morph. Jb. 55: 489-567.

HEUSER, C. H. and G. W. CORNER. 1957. *Developmental horizons in human embryos. Description of age group X, 4 to 12 somites.* Contr. Embr. Carn. Inst. 36: 29-39.

HILL, A. H. 1939. *Fetal age assessment by centers of ossification.* Am. J. Phys. Anthrop. 24: 251-272.

HOCHSTETTER, F. 1936. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Gaumens.* Morph. Jb. 77: 179-272.

— 1954. *Wann beginnt bei menschlichen Keimlingen die Absonderungstätigkeit der Nieren.* Öst. Akad. Wiss. Math.-Natw. Kl. 109: 1-6.

KEIBEL, F. und C. ELZE. 1908. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Fischer Jena.

— und F. P. MALL. 1911. *Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Hirzel, Leipzig.

KEMPERMANN, C. T. 1935. *Beiträge zur Entwicklung des Genitaltraktus der Säuger 3: Das Schicksal der kaudalen Enden der Wolffschen Gänge beim Weibe und ihre Bedeutung für die Genese der Vagina.* Morph. Jb. 75: 151-179.

LEWIS, W. H. 1920. *The cartilaginous skull of a human embryo 21 mm in length.* Contr. Embryol. Carn. Inst. 9: 299-324.

LOW, A. 1910. *Further observations on the ossification of the human lower jaw.* J. Anat. Phys. 43: 83-93.

LUDWIG, E. 1950. *Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Nierenbeckens.* Acta anat. 11: 120-145.

LUDWIG, K. S. 1965. *Über die Beziehungen der Kloakenmembran zum Septum urorectale bei menschlichen Embryonen von 9 bis 33 mm SST.* Z. Anat. Entwgesch. 124: 401-413.

MACKLIN, C. C. 1914. *The skull of a human fetus of 40 mm.* Amer. J. Anat. 16: 317-426.

MACKLIN, C. C. 1921. *The skull of a human foetus of 43 mm greatest length.* Contr. Embryol. Carn. Inst. 10: 59-103.

MALL, F. P. 1906. *On ossification centers in human embryos less than 100 days old.* Am. J. Anat. 5.

MOFFET, B. 1957. *The prenatal development of the human temporomandibular joint.* Contr. Embr. Carn. Inst. 36: 19-28.

MUGGIA, G. 1933. *Sviluppo e ossificatione delle lamine sopraotiche e del tectum posterius del chondrocranio dell'huomo.* Z. Anat. EntwGesch. 99: 384-410.

NAUCK, E. T. 1942. *Zur Lageentwicklung des Kehlkopfes.* Gegenb. Morph. Jb. 87: 536-565.

NOBACK, C. R. 1944. *The developmental anatomy of the human osseous skeleton during the embryonic, fetal and circumnatal periods.* Anat. Rec. 88.

OLIVIER, G. et H. PINEAU. 1958. *Croissance prénatale comparée du Macaque et de l'homme.* C. R. Acad. Sci. Paris 246: 1292-1294.

O'RAHILLY, R., D. J. GRAY and E. GARDNER. 1957. *Chondrification in the hands and feet of staged human embryos.* Contr. Embryol. Carn. Inst. 36: 183-192.

PENSA, A. 1913. *Observations sur l'ossification de la mandibule chez l'homme.* C. R. Ass. Anat. Lausanne.

PINTHUS, B. 1955. *Ein Beitrag zur Entwicklung der Nasenhöhlen und des Gaumens bei menschlichen Embryonen von 13 bis 37 mm SST.* Diss. Zürich.

POLITZER, G. 1932. *Über die Entwicklung des Dammes beim Menschen. II. Nebst Bemerkungen über die Bildung der äusseren Geschlechtsteile und über Fehlbildungen der Kloake und des Dammes.* Z. Anat. EntwGesch. 97: 622-660.

— 1934. *Über die Entwicklung des Dammes bei den Säugetieren.* Z. Anat. EntwGesch. 102: 690-709.

— 1953/54. *Zur Frühentwicklung des Müllerschen Ganges beim Menschen.* Anat. Anz. 100: 32-36.

PORTMANN, A. 1941. *Die Tragzeiten der Primaten und die Dauer der Schwangerschaft beim Menschen: ein Problem der vergleichenden Biologie.* Rev. suisse Zool. 48: 511-518.

— 1967. *Anthropologische Deutung der menschlichen Entwicklungsperiode.* Conc. paedopsych. Verh. 3. europ. Kongress f. Pädopsychiatrie, Wiesbaden: 21-33.

REINBACH, W. 1963. *Das Cranium eines menschlichen Feten von 93 mm Scheitel-Steiss-Länge.* Z. Anat. 124: 1-50.

— 1967. *Über einen Rest des Parasphenoids beim Menschen.* Z. Anat. EntwGesch. 126: 49-54.

RICHANY, S., T. BAST and B. ANSON. 1954. *The development and adult structure of the malleus, incus and stapes.* Ann. Otol. Rhinol. Lar. 63: 394-434.

SCHULTZ, A. 1923. *Fetal growth in man.* Am. J. Phys. Anthrop. 6: 389-399.

— 1925. *Embryological evidence of the evolution of man.* J. Wash. Acad. Sci. 15: 247-263.

— 1926. *Fetal growth of man and other primates.* Q. Rev. Biol. 1: 465-521.

— 1949. *Ontogenetic specializations of man.* Arch. Julius Klaus-Stiftung 24: 197-216.

SMITH, C. N. und R. J. BENCH. 1967. *Wirkung von Schall auf das ungeborene Kind.* World Med. 3. Auszug in: Naturw. Rdsch. 21: 442.

STARCK, D. 1965. *Embryologie. Ein Lehrbuch auf allgemein biologischer Grundlage.* 2. Aufl. Thieme, Stuttgart.

STREETER, G. L. 1920. *Weight, sitting heigth, head size, foot length and menstrual age of the human embryo.* Contr. Embryol. Carn. Inst. 11: 143-170.

— 1942. *Developmental horizons in human embryos. Description of age group XI. 13 to 20 somites, and age group XII, 21 to 29 somites.* Contr. Embr. Carn. Inst. 30: 213-245.

— 1945. *Developmental horizons in human embryos. Description of age group XIII, embryos about 4 or 5 mm long, and age group XIV, period of indentation of the lens vesicle.* Contr. Embr. Carn. Inst. 31: 29-63.

— 1951. *Developmental horizons in human embryos. Description of age groups XIX, XX, XXI, XXII and XXIII.* Contr. Embr. Carn. Inst. 34: 166-185.

VINOGRADOF, A. 1910. *Développement de l'articulation temporo-maxillaire chez l'homme dans la période intrautérine.* Thèse Genève.

WISSMER, A. 1927. *Le développement et l'organisation statique de la mandible fœtale chez l'homme.* Arch. Anat. Hist. Embr. 7: 335-426.

YOKOH, Y. 1967. *Development of the palate in man.* Acta anat. 68: 1-8.

10. *Fissipedia und Pinnipedia*

de BEAUX, O. 1923. *Studien über neugeborene Säugetiere (äussere Form).* Zool. Jb. Syst. 47: 331-378.

BROMAN, I. 1919. *Über die Entwicklung und den Bau des Extremitätenskeletts der Robben nebst Bemerkungen über die Entstehung von Hypo- und Hyperphalangie bei den Säugetieren im allgemeinen.* Deutsche Südpol.-Exp. 1901-03, Bd. 16.

CONDÉ, B. et P. SCHAUENBERG. 1969. *Reproduction du Chat forestier d'Europe (Felis silvestris Schreber) en captivité.* Rev. suisse Zool. 76: 183-210.

CRABB, W. D. 1944. *Growth, development and seasonal weights of spotted skunks (Spilogale interrupta).* J. Mammal. 25: 213-221.

CURGY, J. J. 1965. *Apparition et soudure des points d'ossification des membres dans la série des Mammifères.* Mem. Mus. Hist. Nat. A. Zoo. 32: 173-307.

DATHE, H. 1961. *Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie des Braunbären, Ursus arctos L.* Zool. Gart. 25.

— 1966. *Einige Bemerkungen zur Zucht des Malaienbären Helarctos malayanus.* Zool. Gart. 32: 193-198.

— 1967. *Bemerkungen zur Aufzucht von Brillenbären, Tremarctos ornatus (Cuv.) im Tierpark Berlin.* Zool. Gart. 34: 105-133.

DITTRICH, L. 1961. *Zur Werfzeit des Eisbären (Ursus maritimus).* Säugetierk. Mitt. 9: 12-15.

DREWS, M. 1934. *Über Ossifikationsvorgänge am Katzen- und Hundeschädel.* Morph. Jb. 73: 185-237.

DÜCKER, G. 1962. *Brutpflegeverhalten und Ontogenese des Verhaltens bei Surikaten (Suricata suricata Schreb., Viverridae).* Behavior 19: 305-340.

EIBL-EIBESFELDT, I. 1950. *Über die Jugendentwicklung des Verhaltens eines männlichen Dachses (Meles meles L.) unter besonderer Berücksichtigung des Spieles.* Z. Tierpsychol. 7: 327-355.

— 1956. *Zur Biologie des Iltis (Putorius putorius L.).* Zool. Anz. Suppl. 19: 304-314.

ELZE, C. 1913. *Historisches über ungeborene und neugeborene Bären und die Redensart „wie ein ungeleckter Bär".* Anat. Anz. ErgH. 44: 133-138.

EWER, R. F. 1963*a*. *The behavior of the meerkat, Suricata suricatta Schreber*. Zs. Tierpsychol. 20: 570-607.

— 1963*b*. *A note on the suckling behaviour of the Viverrid, Suricata suricatta Schreber*. Anim. Behaviour 11: 599-601.

FAWCETT, E. 1917. *The primordial cranium of Poecilophoca Weddellii (Weddells seal) at the 27 mm C. R. length*. J. Anat. 52: 412-441.

FELINDER, K. 1968. *Erste natürliche Aufzucht von Nebelpardern (Neofelis nebulosa) in einem Zoo*. Zool. Gart. 35: 8-137.

FRASER, E. A. 1920. *The pronephros and early development of the mesonephros in the cat*. J. Anat. Lond. 54: 287-304.

FRECHKOP, S. 1955. *Ordre des Pinnipèdes*. Traité Zool. XVII: 292-340. Masson, Paris.

GAUNT, W. A. 1959. *The development of the deciduous cheek teeth of the cat*. Acta anat. 38: 187-212.

GOETHE, F. 1940. *Beiträge zur Biologie des Iltis*. Z. Säugetierk. 15: 180-223.

GRIMPE, G. 1917. *Hyänologische Studien*. Zool. Anz. 48: 49-61.

HALL, V. E. and G. N. PIERCE. 1934. *Litter size, birth weight and growth to weaning in the cat*. Anat. Rec. 60: 111.

HALTENORTH, T. and H. ROTH. 1968. *Short review of the biology and ecology of the red fox Canis vulpes (Linné 1758)*. Säugetierk. Mitt. 16: 339-352.

HAMILTON, W. J. and W. R. EADIE. 1964. *Reproduction in the Otter, Lutra canadensis*. J. Mammal. 45: 242-251.

HARE, W. C. D. 1961. *The ages at which the centers of ossification appear roentgenographically in the limb bones of the dog*. Am. J. Vet. Res. 22: 825-835.

HEIDT, G. A., M. K. PETERSEN and G. L. KIRKLAND. 1968. *Mating behaviour and development of least weasels (Mustela nivalis) in captivity*. J. Mammal. 49: 413-419.

HILL, J. P. and M. TRIBE. 1924. *The early embryology of the cat (Felis domestica)*. Q. J. microsc. Sci. 68: 513-602.

HINTON, H. E. and A. M. DÜNN. 1967. *Mongooses, their natural history and behavior*. Univ. Calif. Press.

JENSEN, C. and H. E. EDERSTROM. 1955. *Development of temperature regulation in the dog*. Am. J. Physiol. 183: 340-344.

KAUFMANN, I. H. 1962. *Ecology and social behaviour of the Coati Nasua narica on Barro Colorado Island, Panama*. Univ. Calif. Publ. Zool. 60 (3): 95-222.

KOSTJAN, E. J. 1934. *Eisbären und ihr Wachstum*. Zool. Gart. 7: 157-164.

KUMMER, B. und S. NEISS. 1957. *Das Cranium eines 103 mm langen Embryos des südlichen See-Elefanten (Mirounga leonina L.)*. Morph. Jb. 98: 288-346.

LATIMER, H. B. 1951. *The growth of the kidneys and the bladder in the fetal dog*. Anat. Rec. 109: 1-12.

LIERS, E. E. 1951. *Notes on the river Otter (Lutra canadensis)*. J. Mammal. 32: 1-9.

LINDEMANN, W. 1955. *Über die Jugendentwicklung beim Luchs (Lynx L. lynx Kerr) und bei der Wildkatze (Felis silvestris silvestris Schreb)*. Behaviour 8: 1-45.

LINDSEY, A. A. 1937. *The Weddells Seal in the bay of Wales, Antarctica*. J. Mammal. 18: 127-144.

LUGG, D. J. 1966. *Annual cycle of the Weddells Seal in the Vestfold Hill, Antarctica*. J. Mammal. 47: 317-322.

MEYER, H. 1952. *Zur Anatomie des Hundes im Welpenalter*. Diss. Zürich.

MOHR, E. 1965. *Über Phoca vitulina largha Pallas, 1811 und weissgeborene Seehunde.* Z. Säugetierk. 30: 273-287.

MÜLLER, H. 1951. *Zur Biologie von Hermelin (Mustela erminea L.) und Mauswiesel (Mustela nivalis L.).* Rev. suisse Zool. 58: 421-427.

NAAKTGEBOREN, C. 1965. *Die Fortpflanzung des Rotfuchses Vulpes vulpes (L.), mit besonderer Berücksichtigung von Schwangerschaft und Geburt.* Zool. Anz. 175: 235-263.

NOTINI, G. 1948. *Biologiska Undersökningar över Grävlingen (Meles meles).* Zool. Gart. 18: 259-260.

OLMSTEAD, M. P. 1911. *Das Primordialcranium eines Hundeembryo. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugetierschädels.* Anat. Hefte 43: 335-376.

PETTER, F. 1959. *Reproduction en captivité du Zorille du Sahara: Poecilictis libyca.* Mammalia 23: 378.

PETTER, G. 1962. *Les rapports de la mandibule et de la chaîne des osselets chez le nouveau-né de Poecilictis libyca (Carnivores, mustelidés).* Mammalia 26: 506-511.

PETTER, P. 1959. *Evolution de la forme du marteau (malleus) chez le lion de la naissance à l'âge adulte.* Mammalia 23: 350-356.

POGLAYEN-NEUWALL, I. 1962. *Beiträge zu einem Ethogramm des Wickelbären (Potos flavus Schreber).* Z. Säugetierk. 27: 1-44.

POHLMANN, E. H. 1910. *Die embryonale Metamorphose der Physiognomie und der Mundhöhle des Katzenkopfes.* Morph. Jb. 41: 615-680.

PSENNER, H. 1940. *Beobachtungen an einem gefangenen Grossen Wiesel, Mustela erminea L.* Zool. Gart. 12: 315-322.

RAUSCH, R. L. 1961. *Notes on the Black Bear, Ursus americanus Pallas in Alaska, with particular reference to dentition and growth.* Z. Säugetierk. 26: 77-107.

RICHARDSON, W. B. 1942. *Ring-tailed cats (Bassariscus astutus): their growth and development.* J. Mammal. 23: 17-26.

RIESE, W. 1942. *Structure and function of the brain of the new-born bear (Ursus arctos L.).* Rev. Canad. Biol. 1: 157-170.

ROTH, H. 1964. *Angaben über Tremarctos ornatus.* Zool. Gart. 29: 107-128.

RYSGAARD, I. 1952. *Ursula, Björnungens Dagbog.* Zool. Gart. 65.

SAINT GIRONS, M. 1962. *Notes sur les dates de reproduction en captivité du Fennec, Fennecus zerda (Zimmermann 1780).* Z. Säugetierk. 27: 181-184.

SAUNDERS, J. K. 1964. *Physical characteristics of the Newfoundland Lynx (Lynx canadensis subsolanus Bangs).* J. Mammal. 45: 36-47.

SCHAEFFER, H. 1932. *Ossifikationsvorgänge im Gliedmassenskelett der Hauskatze.* Gegenb. Morph. Jb. 70: 548-600.

— 1934. *Die Ossifikation im Gliedmassenskelett des Hundes.* Gegenb. Morph. Jb. 74: 472-514.

SCHAUENBERG, P. 1969. *Le lynx lynx (L.) en Suisse et dans les pays voisins.* Rev. suisse Zool. 76: 257-288.

SCHLIEMANN, H. 1966. *Cranium von Canis lupus.* Morph. Jb. 109: 502-600.

SCHLOTT, M. 1950. *Zur Kenntnis der Jugendentwicklung des Baribals.* Zool. Gart. 40-44.

SCHMIDT, F. 1934. *Über die Fortpflanzungsbiologie von Zobel und Baummarder.* Z. Säugetierk. 9: 392-403.

SCHNEEBELI, S. 1958. *Zur Anatomie des Hundes im Welpenalter. Form und Grössenverhältnisse innerer Organe.* Diss. Zürich.

SCHNEIDER, K. M. 1959. *Zum Zahndurchbruch des Löwen (Panthera leo) nebst Bemerkungen über das Zahnen einiger anderer Grosskatzen und der Hauskatze (Felis catus).* Zool. Gart. 22: 240-361.

SCHULTZE, O. 1914. *Bärenembryonen.* Z. Morph. Anthrop. 18: 387-406.

SHAPIRO, H. H. 1930. *Growth and time correlations between ossification centers in the long bones and calcification centers in the mandibular dentition of the cat.* Int. J. Orthodontia 16: 690-702.

STARCK, D. 1956. *Über den Reifegrad neugeborener Ursiden im Vergleich mit andern Carnivoren.* Säugetierk. Mitt. 4: 21-27.

STEGEMAN, L. C. 1937. *Notes on young Skunks in captivity.* J. Mammal. 18: 194-202.

STEINBACHER, G. 1963. *Zur Trächtigkeitsdauer beim Braunbären (Ursus arctos).* Säugetierk. Mitt. 11: 20-21.

STEINEMANN, P. 1966. *Künstliche Aufzucht des Eisbären.* Zool. Gart. 32: 129-145.

STORM, G. L. 1966. *Notes on newborn and full-term wild red foxes.* J. Mammal. 47: 116-118.

SVIHLA, A. 1931. *Habits of the Louisiana Mink (Mustela vison vulvivagus).* J. Mammal. 12: 366-368.

TEMBROCK, G. 1957. *Zur Ethologie des Rotfuchses (Vulpes vulpes L.) unter besonderer Berücksichtigung der Fortpflanzung.* Zool. Gart. 23: 291-327.

TERRY, R. J. 1917. *The primordial cranium of the cat.* J. Morph. 29: 281-433.

TOLDT, K. 1907. *Studien über das Haarkleid von Vulpes vulpes L. (Nachtrag: Bemerkungen über den Haeckel-Maurerschen Bärenembryo mit Stachelanlagen).* Ann. naturh. Mus. Wien 22: 197-269.

— 1914. *Über den Wert der äusserlichen Untersuchung vorgeschrittener Entwicklungsstadien von Säugetieren.* Verh. zool.-bot. Ges. Wien 64: 176-209.

VIRET, J. 1955. *Pinnipèdes fossiles.* Traité Zool. XVII: 336-338. Grassé, Paris.

VOLCANEZKIJ, I. S. 1935. *Gefangenschaftsbeobachtungen am Steppeniltis Putorius eversmanni Less.* Zool. Gart. 7: 262-273.

WACKERNAGEL, H. 1968. *Der Braunbär.* Zolli-Bulletin. Basel.

WEGNER, M. 1912. *Mund- und Rachenverhältnisse bei neugeborenen Carnivoren im Vergleich zum erwachsenen, mit besonderer Berücksichtigung der physiologischen Vorgänge, die sich bei der Atmung und der Nahrungsaufnahme abspielen.* Arch. Natur. gesch. A, 1: 1-26.

WINDLE, W. F. and A. M. GRIFFIN. 1931. *Observations on embryonic and fetal movements of the cat.* J. comp. Neurol. 52: 149-188.

11. *Cetacea*

BOENNINGHAUS, G. 1903. *Der Rachen von Phocaena communis.* Zool. Jb. Abt. Anat. 17: 1-98.

BURLET, H. M. de. 1913. *Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels.*

— 1913 I. *Über das Primordialcranium eines Embryo von Phocaena communis.* Morph. Jb. 45: 523-556.

— 1913. II. *Das Primordialcranium eines Embryo von Phocaena communis von 92 mm.* Morph. Jb. 47: 645-676.

— 1914/15. III. *Das Primordialkranium eines Embryo von Balaenoptera rostrata (105 mm).* Morph. Jb. 49: 119-178.

— 1914/15. IV. *Über das Primordialcranium eines Embryo von Lagenorhynchus albirostris.* Morph. Jb. 49: 393-406.

BURLET, H. M. de. 1917. V. *Zusammenfassung des über den Knorpelschädel der Wale Mitgeteilten.* Morph. Jb. 50: 1-18.

EALES, N. B. 1950. *The skull of the foetal Narwhal Monodon monoceros L.* Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 235: 1-33.

GULDBERG, G. 1899. *Neue Untersuchungen über die Rudimente von Hinterflossen und die Milchdrüsenanlage bei jungen Didelphinembryonen.* Int. Mschr. Anat. Phys. 16.

HOFER, H. I., E. THENIUS und H. HOFER. 1960. *Stammesgeschichte der Säugetiere.* Springer, Berlin.

HONIGMANN, H. 1915. *Das Primordialkranium von Megaptera nodosa.* Anat. Anz. 48: 113-127.

— 1917. *Bau und Entwicklung des Knorpelschädels vom Buckelwal.* Zoologica 69: 1-85.

KÜKENTHAL, W. 1889, 1893. *Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren.* Denkschr. med.-natur. w. Ges. Jena III, 1.+2. Abt.: 1-18.

— 1895. *Über Rudimente von Hinterflossen bei Embryonen von Walen.* Anat. Anz. 10: 534-537.

— 1914. *Untersuchungen an Walen.* Jen. Z. Naturw. 51: 1-122.

MCBRIDE, A. F. and H. KRITZLER. 1951. *Observations on pregnancy, parturition and postnatal behavior in the bottlenose Dolphin (Tursiops truncatus).* J. Mammal. 32: 251-266.

MÜLLER, F. 1971. *Comparative embryological investigation based on a Balaenoptera physalus of 90 mm in length.* Investigations on Cetacea 3: 203-215.

OGAWA, T. 1953. *On the presence and disappearance of the hind limbs in the cetacean embryos.* Sci. Rep. Whales Res. Inst. Nr. 8: 127-132.

PILLERI, G. und A. WANDELER. 1962. *Zur Entwicklung der Körperform der Cetacea.* Rev. suisse Zool. 69: 737-758.

PÜTTER, A. 1901. *Das Auge der Wassersäugetiere.* Inaug. Diss. Breslau.

RIDEWOOD, W. G. 1923. *Observations on the skull in foetal specimens of Whales of the genera Megaptera and Balaenoptera.* Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 211: 209-272.

SCHREIBER, K. 1916. *Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels.* Zool. Jb. (Anat.) 39: 201-236.

SCHULTE, H. von. 1918. *Anatomy of a foetus of Balaenoptera borealis.* Mem. Am. Mus. nat. Hist. N.Y. 1: 389-502.

SLEPZOV, M. M. 1940. *Development of the osteocranium of the Odontoceti during ontogenesis and phylogenesis.* C. R. Acad. Sci. URSS 28: 363-366.

TURNER, W. 1872. *Some observations on the dentition of the Narwhal (Monodon monoceros).* J. Anat. Physiol. 11: 75; Proc. R. Soc. Edinb. 7: 759.

12. *Hyracoidea und Proboscidea*

BRAUER, A. 1910. *Kurze Mitteilung über einen Embryo des afrikanischen Elefanten.* Sber. Ges. naturf. Freunde Berlin: 273-274, 307.

EALES, N. B. 1925. *External features, skin and temporal gland of a foetal african elephant.* Proc. zool. Soc. Lond. 2: 445-456.

— 1926. *The anatomy of the head of a foetal african elephant, Elephas africanus (Loxodonta africana).* Trans. R. Soc. Edinb. 491-551.

Eales, N. B. 1928. *The anatomy of a foetal african elephant, Elephas africanus (Loxodonta africana), the body muscles.* Trans. R. Soc. Edinb. 609-642.

Fischer, E. 1903. *Bau und Entwicklung des Carpus und Tarsus von Hyrax.* Jen. Z. Naturw. 37.

Fradé, F. 1955. *Ordre des Proboscidiens.* Traité Zool. VII, Fasc. 1: 715-877. Masson, Paris.

Gray, I. E. 1868. *Notes on the foetus of an Elephant and of a Hippopotamus in the collection of the British Museum.* Proc. zool. Soc. Lond. 491-492.

Lindahl, P. E. 1948. *Über die Entwicklung und Morphologie des Chondrocraniums von Procavia capensis Pall.* Acta zool. 29: 282-374.

— and M. Lundberg. 1946. *On the arteries in the head of Procavia capensis Pall. and their development.* Acta zool. 27: 101-153.

Malcolm, J. Coe. 1962. *Notes on the habits of the Mount Kenya hyrax (Procavia johnstoni mackinderi Thomas).* Proc. zool. Soc. Lond. 138: 639-644.

Mendelssohn, H. 1963. *Breeding the Syrian hyrax Procavia capensis syriaca Schreb. 1784.* Zool. Yb. 5: 116-125.

Mollaret, H. H. 1962. *Naissance de damans en captivité.* Mammalia, Paris 26: 530-532.

Roche, J. 1962. *Nouvelles données sur la reproduction des Hyracoidés.* Mammalia 26: 517-529.

Toldt, K. 1913. *Über die äussere Körpergestalt eines Fetus von Elephas maximus L.* Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math. naturw. Kl. 90: 259-300.

— 1914. *Über den Wert der äusserlichen Untersuchung vorgeschrittener Entwicklungsstadien von Säugetieren.* Verh. zool.-bot. Ges. Wien 64: 176-209.

— 1918. *Bemerkungen über einen Fetus von Hippopotamus amphibius L. und über einen 9 Monate alten Elephas maximus L.* Zool. Anz. 50: 65-91.

Ursing, B. 1934. *Untersuchungen über Entwicklung und Bau des Hand- und Fuss-Skeletts bei Mammalia. II. Procavia daemon.* Morph. Jb. 55: 000-000.

Wettstein, O. 1920. *Äussere morphologische Unterschiede zwischen Feten von Elephas africanus und E. maximus.* Ark. Zool. 13: 1-15.

Wislocki, G. B. 1930. *On an unusual placental form in the Hyracoidea : its bearing on the theory of the phylogeny of the placenta.* Contr. Embr. Carn. Inst. Nr. 407: 83-95.

— and O.-P. van der Westhuysen. 1940. *The placentation of Procavia capensis, with a discussion of the placental affinities of the Hyracoidea.* Contr. Embr. Carn. Inst. 28, Nr. 171: 66-88.

Zimmermann, E. A. W. 1783. *Beschreibung und Abbildung eines ungeborenen Elefanten.* Erlangen.

13. *Ungulata*

Addison, W. and H. How. 1921. *The development of the eyelids of the Albino Rat until the completion of disjunction.* Am. J. Anat. 29: 1-33.

Altmann, M. 1963. *Naturalistic studies of maternal care in Moose and Elk.* Mat. behav. in Mammals: 233-253. Rheingold, New York, London.

Anders, J. 1924. *Untersuchungen über das Auftreten und die weitere Entwicklung der embryonalen Hirnschädelknochen des Schweines.* Morph. Jb. 53: 259-303.

Andrejeva, E. G. 1937. *Die Verknöcherung des Extremitätenskeletts der kirgisischen Fettsteiss-Schafembryonen.* C. R. Acad. Sci. URSS 16: 183-187.

— 1940. *Ossification of the embryonic skeleton in some breeds of fine-wooled sheep (Merino and Precoce).* C. R. Acad. Sci. URSS 27: 409-411.

ARNOLD, E. 1928. *Das Primordialcranium eines Pferdeembryos von 3,6 cm SSL.* Morph. Jb. 60: 1-60.

AUGIER, M. 1935. *Recherches sur le développement du crâne osseux et cartilagineux chez le fœtus de Sus scrofa dom.* Arch. Anat. Hist. Embr. Strasb. 19: 89-133.

BARCROFT, J. 1926. *Some observations on genesis of somatic movements in sheep embryos.* J. Physiol. Cambr. 87: 73-78.

— and D. H. BARRON. 1937. *Movements in midfoetal life in the sheep embryo.* J. Physiol. Cambr. 87: 73-78.

BAUM, H. und R. DOBERS. 1905. *Die Entwicklung des äusseren Ohres bei Schwein und Schaf.* Tierärztl. Wochenschr. Hann. 13: 460-464.

BOGOLYUBSKY, S. N. 1940. *On the relative development of exterior characters in the sheep during the prenatal period.* C. R. Acad. Sci. Moscou 27: 876-878.

BRAUER, A. 1910. *Über Embryonen des afrikanischen Rhinoceros.* Sber. Ges. naturf. Freunde Berlin: 389-390.

BURTON, M. 1957. *Die Kindheit der Tiere.* Rowohlts deutsche Enzyklopädie 57, Hamburg.

CARLENS, O. 1927. *Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung des Extremitätenskeletts beim Pferd und Rind.* Morph. Jb. 58: 153-196, 368-430.

— 1928. *Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung des Beckenskeletts beim Pferd und Rind.* Morph. Jb. 60: 323-358.

COYLE, R. E. 1909. *The development of the auditory ossicles in the horse with a note on their possible homologues in the lower vertebrates.* Proc. R. Soc. Edinb. 29: 582-600.

CURGY, J. J. 1965. *Apparition et soudure des points d'ossification des membres dans la série des Mammifères.* Mem. Mus. Hist. Nat. A. Zoo. 32: 173-307.

DAVIES, J. 1951. *Nephric development in the sheep with reference to the problem of the ruminant pronephros.* J. Anat. 85: 6-11.

— 1952. *The anatomy of a twenty-two millimetre embryo of the African rhinoceros (Rhinoceros bicornis).* Proc. zool. Soc. Lond. 122: 593-611.

EWART, J. C. 1917. *Studies on the development of the horse. I. The development during the third week.* Edinb. Trans. R. Soc. 51: 287-329.

FRANCK, L. 1887. *Anatomie und Physiologie der Trächtigkeit.*

HARRIS, H. A. 1937. *The foetal growth of the sheep.* J. Anat. Lond. 71: 516-527.

HESS, A. 1921. *Die Entwicklung des Lides beim Hausschwein.* Diss. Zürich.

HEUSER, C. H. and G. L. STREETER. 1929. *Early stages in the development of pig embryos from the period of initial cleavage to the time of the appearance of limb-buds.* Contr. Embr. Carn. Inst. 20: 1-30.

KANAN, C. V. 1959. *A study of the development of the auditory capsule of the chondrocranium of Ovis orientalis (Gmelin).* Acta Morph. neer.-scand. 2A: 353-364.

KEIL, R. 1906. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges vom Schwein, mit besonderer Berücksichtigung der Verhaltens der fetalen Augenspalte.* Anat. Hefte 32: 1-87.

KOCH, W. 1931. *Zur Entwicklung des Fusskelettes der Wiederkäuer.* Anat. Anz. 71: 273-282.

KRÖLLING, O. 1924. *Die Form- und Organentwicklung des Hausrindes (Bos taurus L.) im ersten Embryonalmonat.* Z. Anat. EntwGesch. 72: 1-54.

— 1942. *Zur Frühentwicklung der Extremitäten beim Pferd.* Z. Anat. EntwGesch. 111: 490-507.

Küpfer, M. 1931. *Beiträge zum Modus der Ossifikationsvorgänge in der Anlage des Extremitätenskeletts bei den Equiden.* Denkschr. schweiz. naturf. Ges. 67: 1-352.

Kundzins, L. 1935. *Über die Vorderextremität eines 12 mm langen Pferdeembryos nebst einem Bericht über das Coracoid dreier Beuteljungen von Antechinomys laniger.* Morph. Jb. 76: 504-515.

Lebedkin, S. 1918. *Zur Frage der Entwicklung des Primordialcraniums beim Schwein (Sus scrofa).* Anat. Anz. 50: 539-546.

Lesbre, F. 1897. *Contribution à l'étude de l'ossification du squelette des mammifères domestiques.* Ann. soc. agr. Lyon 5: 1-106.

Limberger, R. 1925. *Beitrag zur Darstellung des Knorpelschädels vom Pferd.* Morph. Jb. 55: 240-269.

Mead, C. S. 1909. *The chondrocranium of an embryo pig Sus scrofa.* Am. J. Anat. 9: 167-210.

Michl, E. 1920. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von Bos taurus L.* Anat. Anz. 53: 193-215.

Muggia, G. 1931. *Der Knorpelschädel eines Pferdeeembryos.* Z. Anat. EntwGesch. 95: 297-325.

Neukomm, A. 1934. *Développement fœtal du neurocrâne chez le porc (Sus scrofa domesticus L.).* Arch. Anat. Hist. Embr. Strasb. 17: 49-72.

Patten, B. M. 1948. *Embryology of the pig.* Philad.

Petersen, G. 1922. *Untersuchungen über das Fusskelett des Rindes.* Morph. Jb. 51: 291-337.

Robinson, A. and A. Gibson. 1917. *Description of a reconstruction model of a horse embryo twenty-one days old.* Trans. R. Soc. Edinb. 51: 331-346.

Saarni, I. 1921. *Die intrauterine Entwicklung der Extremitätenknochen des Pferdes.* Diss. Giessen.

Sakurai, T. 1906. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Rehes (Cervus capreolus).* Fischer, Jena.

Schauenberg, P. 1969. *Contribution à l'étude du Tapir pinchaque Tapirus pinchaque Roulin 1829.* Rev. suisse Zool. 76: 211-256.

Schinz, H. R. 1937. *Ossifikationsstudien beim neugeborenen Schwein und beim neugeborenen Tapir.* V. jahr. schr. naturf. Ges. Zürich 82: 21-44.

Scott, J. H. 1951. *The development of joints concerned with early jaw movements in the sheep.* J. Anat. 85: 36-43.

Sörensen, E. 1931. *Das Primordialkranium des Pferdes (Equus caballus).* Den. Kongelige Vet. og. Landbohöjsk Aarsskrift: 1-58.

Surber, H. 1922. *Über das Auftreten und die weitere Ausgestaltung der Verknöcherungspunkte im embryonalen Gliedmassenskelett des Schweines.* Diss. Zürich.

Suschkina-Popowa, N. 1915. *Die Ontogenese des Extremitätenskelets von Sus und Bos (nebst einigen paläontologischen Betrachtungen).* Bull. Soc. Nat. Moscou 28: 209-278.

Stadelmann, F. 1916. *Die sogenannten Gaumenfortsätze und die Umlagerung des Gaumens. Kritische Studien an Embryonen des Schafes (Ovis aries) und des Schweines (Sus domestica) und an einem Hunde-Embryo mit Lippenkiefergaumenspalte.* Morph. Jb. 50: 115-165.

Stöckli, A. 1922. *Beobachtungen über die Entwicklungsvorgänge am Rumpfskelett des Schweines. Zugleich ein Beitrag zur Wertung und Technik von Aufhellungspräparaten mit Stückfärbung.* Morph. Jb. 52: 153-195.

STURM, H. 1936. *Die Entwicklung des praecerebralen Nasenskelettes beim Schwein (Sus scrofa domestica) und beim Rind (Bos taurus)*. Z. wiss. Zool. 149: 161-220.

TOLDT, K. 1915. *Äusserliche Untersuchung eines neugeborenen Hippopotamus amphibius L. mit besonderer Berücksichtigung des Integuments und Bemerkungen über die fetalen Formen der Zehenspitzenbekleidung bei Säugetieren.* Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math. naturw. Kl. 9: 653-707.

— 1918. *Bemerkungen über einen Fetus von Hippopotamus amphibius L. und über einen 9 Monate alten Elephas maximus L.* Zool. Anz. 50: 65-91.

WACHNITZ, L. 1939. *Vorübergehender epithelialer Nasenverschluss bei Säugerembryonen.* Acta biol. Latvica 9: 25-68.

14. *Sirenia*

FREUND, L. 1897. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Schädels von Halicore dugong Exl.* Zool. Forsch. r. Austr. 4: 559-625.

HIRSCHFELDER, H. 1936. *Das Primordialcranium von Manatus latirostris.* Z. Anat. EntwGesch. 106: 497-533.

KÜKENTHAL, W. 1897. *Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen.* Zool. Forsch. r. Austr. 4: 1-75.

MATTHES, E. 1912. *Zur Entwicklung des Kopfskelettes der Sirenen. I. Die Regio ethmoidalis des Primordialcraniums von Manatus latirostris.* Jen. Z. Naturw. 48.

— 1921*a*. *Zur Kenntnis des Knorpelschädels von Halicore dugong.* Zool. Anz. 52: 139-151.

— 1921*b*. *Zur Entwicklung des Kopfskelettes der Sirenen. Das Primordialcranium von Halicore.* Z. ges. Anat. 60: 1-304.

TURNER, W. 1894. *The foetus of Halicore dugong and of Manatus senegalensis.* J. Anat. Physiol. 28: 315-332.

15. *Säugetiere*

SANDERSON, I. T. 1956. *Knaurs Tierreich in Farben.* München.

SMOLIK, H.-W. 1969. *Säugetiere 1,2.* Rororo-Tierlexikon. Rowohlt, Hamburg.

THENIUS, E. und H. HOFER. 1960. *Stammesgeschichte der Säugetiere.* Springer, Berlin.

Abgeschlossen: 8. September 1970.

Veröffentlicht mit der Unterstützung des Hochschulrates der Universität Freiburg i. Ue.

Tome 79, n° 66: 1687-1690. — Février 1973

COMMUNICATION
FAITE A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE,
TENUE A ZURICH LES 18 ET 19 MARS 1972

J. Fahrni et H. A. Guénin. — Quelques observations sur la conjugaison chez *Spirochona gemmipara* Stein (Cilié Chonotriche). [1] (Avec 4 figures dans le texte et 4 planches).

Institut de Biologie animale, Université de Lausanne.

Les Spirochones de l'espèce *gemmipara* vivent à l'état adulte constamment fixés sur l'appareil branchial du *Gammarus pulex* L. où ils se reproduisent essentiellement par bourgeonnement mais où ils présentent aussi des phénomènes de conjugaison. Ce dernier fait, connu depuis longtemps et confirmé à plusieurs reprises (PLATE, 1886; PENARD, 1922; SWARCZEWSKY, 1928; TUFFREAU, 1953) se résume ainsi: deux individus, situés côte à côte, s'infléchissent l'un vers l'autre et s'associent par leur collerette, puis l'un des deux, sans qu'il soit possible de le distinguer morphologiquement de l'autre, se détache de la lamelle respiratoire en abandonnant sur place son disque adhésif et ne se trouve ainsi plus soutenu que par la région antérieure de son partenaire; après un certain temps, au cours duquel s'opèrent les remaniements nucléaires, le conjugant resté attaché au crustacé absorbe progressivement son associé. Selon TUFFREAU (1953), à qui l'on doit une analyse détaillée du comportement des noyaux, il se forme dans les cas les plus fréquents, ensuite de trois divisions prégamiques, deux syncaryons dans l'individu fixé qui reçoit les deux pronuclei de son conjoint. Deux ou trois mitoses postgamiques, — le nombre exact n'a pas été déterminé, — précèdent la reconstitution de l'appareil nucléaire de l'individu viable: trois noyaux donnent les micronuclei, un quatrième remplace l'ancien macronucleus qui dégénère après s'être fragmenté.

De l'étude que nous avons entreprise en vue d'apporter des précisions complémentaires sur la reproduction chez les Spirochones et dont quelques résultats font l'objet de la présente note, il se révèle que la conjugaison est ici un phénomène très peu fréquent à l'encontre de ce que laisse penser la lecture d'anciens auteurs. PENARD (1922) par exemple, qui a disposé d'un matériel prove-

[1] Travail effectué grâce au subside n° 3.30.68 du Fonds national suisse de la recherche scientifique.

nant de la même région que la nôtre, estime que le processus n'est pas rare. Le taux de conjugants que nous avons pu établir par l'examen de plus de cinquante mille individus n'a jamais excédé 1‰, étant le plus souvent d'une valeur nettement inférieure, quelles que fussent les conditions du milieu où vivaient les gammares et la période de l'année à laquelle ils furent capturés.

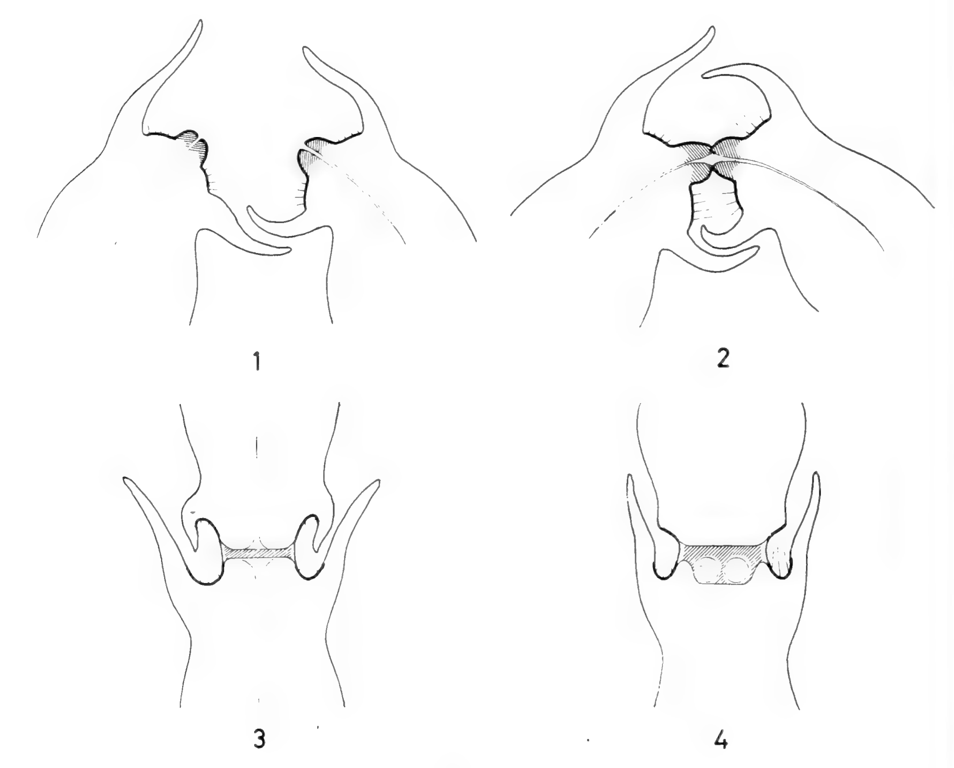


FIG. 1 à 4.

Représentation semi-schématique de quelques stades de la conjugaison.
1. Involution de la collerette et formation des cônes oraux.
2. Accolement des deux conjugants par leur cône oral.
3. Constitution de la bande de jonction.
4. Présence de deux syncaryons dans la bande de jonction.

L'union étroite des deux partenaires se réalise, de même que chez la plupart des Ciliés, à la suite de modifications structurelles affectant leur région antérieure. La partie centrale de la collerette, qui comprend les spires les plus longues de l'organelle, disparait complètement et la partie périphérique s'évase largement. La région orale, ainsi libérée de toute formation membranaire, se soulève et donne naissance à un cône proéminent (fig. 1). C'est à ce niveau que les deux conjugants s'associent (fig. 2), le cytopharynx de l'un se trouvant ainsi dans le prolonge-

ment de l'autre (fig. 3; Pl. 1). Ni la collerette, ni les cils qui sont implantés à sa base interne, ne semblent jouer de rôle dans l'appariement. En suite de l'accolement des deux cônes oraux se forme une bande de jonction d'une épaisseur d'environ 2 µ, que la microscopie électronique révèle être composée de fibrilles dont le diamètre est de l'ordre de 15 mµ, et dans laquelle se reconnait, bien que relativement moins nombreuses, de petites vésicules au contenu peu contrasté (Pl. II *a*). Cette bande, dont la constitution chimique n'a pas encore été précisée, est séparée des deux cytoplasmes de part et d'autre par une mince couche de granules denses, souvent discontinue, qui par son aspect structurel fait penser qu'il s'agit vraisemblablement d'un matériel provenant de l'épaisse membrane cellulaire complètement désorganisée à cet endroit. Elle régresse et disparait alors que se déroulent les divisions postgamiques, supprimant toute discontinuité apparente entre le cytoplasme des deux Ciliés.

Lors des stades prégamiques, les micronuclei augmentent fortement de volume, leur diamètre passant de 1,5 à 5 µ. Leur enveloppe est persistante et les nombreux tubules qu'ils renferment sont répartis les uns régulièrement à la périphérie et les autres en faisceaux au centre du nucléoplasme. Ce dernier est ici, de même qu'au moment de la reproduction par bourgeonnement (Guénin et Fahrni, 1971), d'une structure fibrillaire peu dense où ne se distinguent pas électroniquement des amas de chromatine. Un matériel plus contrasté se remarque seulement dans les noyaux qui ne participent pas à la formation des syncaryons, lorsqu'ils sont en voie de dégénérescence. La fusion des pronuclei se réalise dans la bande de jonction (fig. 4; Pl. IV).

Le conjugant qui est appelé à disparaître présente très tôt des signes de dégradation. Sa collerette se résorbe, son cytoplasme devient fortement vacuolisé et son macronucleus, qu'entourent de nombreuses mitochondries, contient des masses nucléolaires pycnotiques.

On sait que le nombre de micronuclei varie chez *Spirochona gemmipara* d'un individu à l'autre et que certains d'entre eux en sont même totalement dépourvus (Guénin et Fahrni, 1971), ce qui rend complexe l'analyse de la conjugaison. Tuffreau (1953) a déjà constaté que l'appariement des individus pouvait se réaliser quelle que fût la composition de l'appareil nucléaire. Le fait est apparu également dans notre matériel mais nous avons de plus remarqué que, dans le 15% des cas, les deux partenaires étaient privés de micronucleus. Les événements qui marquaient leur union étroite se déroulaient conformément à ce qui se passe chez les formes micronucléées, c'est-à-dire que les collerettes se modifient, que la bande de jonction se constitue et que l'un des individus est consommé par l'autre. Nous n'avons pas encore pu déterminer avec certitude quel est le devenir des exconjugants amicronucléés, donc si nous sommes ici en présence de cas comparables à ceux étudiés par Diller (1965) où de tels individus *(Paramecium multimicronucleatum, P. trichium* et *Oxytricha fallax)* se sont révélés non viables ou incapables

de reconstituer normalement leur région orale. Quoi qu'il en soit, nos observations militent en faveur de l'idée que les processus d'association lors de la conjugaison ne relèvent pas essentiellement du micronucleus.

BIBLIOGRAPHIE

DILLER, W. F. 1965. *The relation of micronuclearity to Stomatogenic Activity during Conjugation in several Ciliates.* J. of Morphology, 116: 51-63.

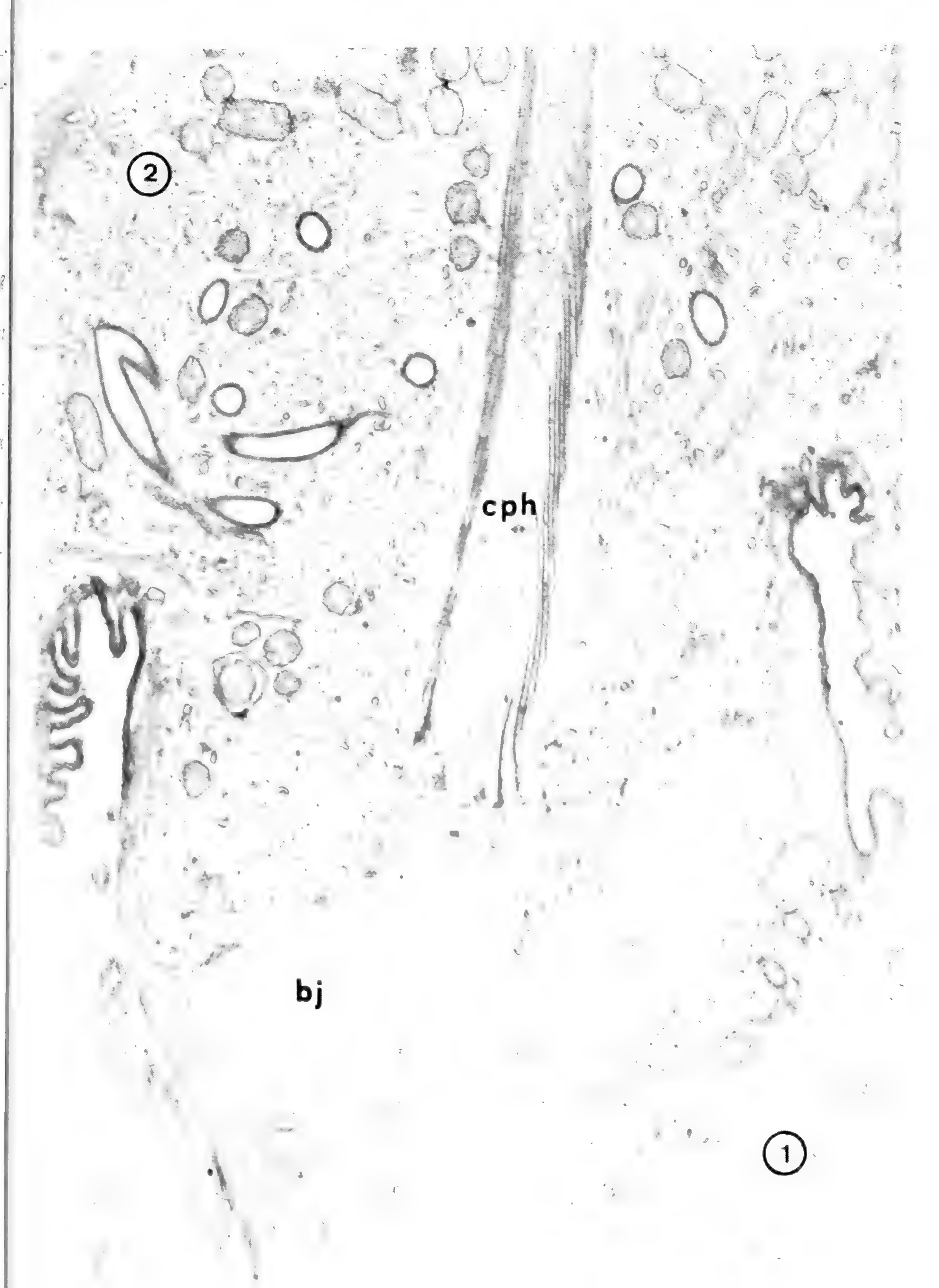
GUÉNIN, H.-A. et J. FAHRNI. 1971. *La structure fine des noyaux lors du bourgeonnement chez Spirochona gemmipara Stein.* Rev. Suisse Zool. 78: 556-559.

PENARD, E. 1922. *Etudes sur les Infusoires d'eau douce.* Genève, Georg et C[ie] édit.: 243-245.

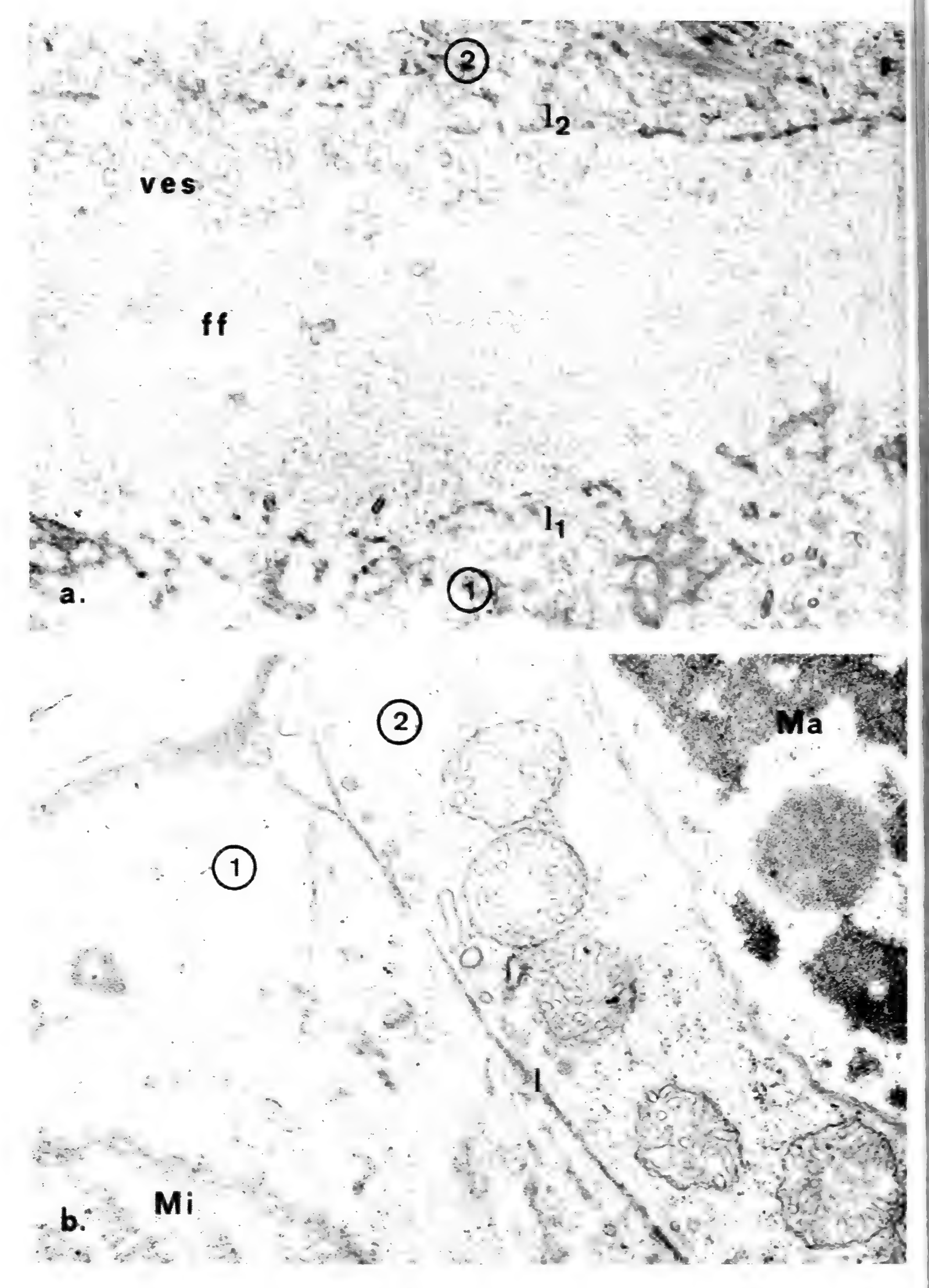
PLATE, L. 1886. *Untersuchungen einiger an den Kiemenblättern des Gammarus pulex lebenden Ektoparasiten.* Zeitschr. f. Wissensch. Zool., 43: 175-241.

SWARCZEWSKY, B. 1928. *Beobachtungen über Spirochona elegans n. sp.* Arch. f. Protistenk., 61: 185-222.

TUFFREAU, M. 1953. *Les processus cytologiques de la conjugaison chez Spirochona gemmipara Stein.* Bull. Biol. France Belg., 87: 314-322.



Cytopharynx (cph) aboutissant à la bande de jonction (bj);
1, l'individu fixé, 2, l'autre conjugant; × 14 000.



a: Bande de jonction limitée par les deux couches granulaires (l_1 et l_2), avec des faisceaux de fibrilles (ff) et des vésicules (ves); × 32 000.

b: Bande de jonction limitée par une seule couche limitante (l); une partie du macronucleus est visible (Ma) ainsi que d'un micronucleus (Mi); × 27 000.

Pronuclei en division (Pn) de chaque côté de la bande de jonction (bj); une partie du macronucleus est visible (Ma); × 11 000.

Un syncaryon (S) dans la bande de jonction et les couches granulaires limitantes (1_1 et 1_2); × 36 000.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 79 — FASCICULE 4

Pages

IMPRIMÉ EN SUISSE

Revue Suisse de Zool
Tome 79. 1972

Date Loaned	Borrower's
	MAMMALOGY GGM

AMNH LIBRARY
100204072